FACULTÉ MIXTE DE MÉDECINE ET DE PHARMACIE

ANNÉE 1947 N° 46

La dent et l'évolution

De la place de l'homme dans la nature

THÈSE

POUR LE DOCTORAT EN MÉDECINE

Présentée et soutenue publiquement en Juin 1947

PAR

CHARLES LAPORTE

MEMBRES DU JURY

MM.	CALVET	*Président*
	VANDEL	
	SENDRAIL	*Assesseurs*
	CADENAT	
	BAÏSSET	*Suppléant*

IMPRIMERIE DU SUD
24, RUE DE NÉGRENEYS
TOULOUSE

1947

La dent et l'évolution

De la place de l'homme dans la nature

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41548928_0046

FACULTÉ MIXTE DE MÉDECINE ET DE PHARMACIE

ANNÉE 1947 N° 46

La dent et l'évolution

De la place de l'homme dans la nature

THÈSE

POUR LE DOCTORAT EN MÉDECINE

Présentée et soutenue publiquement en Juin 1947

PAR

CHARLES LAPORTE

MEMBRES DU JURY

MM. CALVET	*Président*
VANDEL	*Assesseurs*
SENDRAIL	
CADENAT	
BAÏSSET	*Suppléant*

IMPRIMERIE DU SUD
24, RUE DE NÉGRENEYS
TOULOUSE

1947

UNIVERSITÉ DE TOULOUSE

FACULTÉ MIXTE DE MÉDECINE ET DE PHARMACIE

TABLEAU DU PERSONNEL

Doyen	MM.	CALVET
Assesseur		LEFEBVRE
Doyens honoraires		HARDIER GORSE

Professeurs honoraires

MM. DALOUS	MM. RISPAL	MM. MOOG	MM. MAURIN
ESCAT	LAFORGUE	MERIEL	RIBAUT
	ARGAUD	CAUBET	SERR

Professeurs

Clinique de Neurologie et Psychiatrie	MM.	RISER
Clinique Médicale		TAPIE ROQUES
Clinique Obstétricale		GARIPUY
Physiologie		SOULA
Clinique chirurgicale et du cancer		DUCUING
Physique Biologique et Médicale		BUGNARD
Clinique des Maladies cutanées et syphilitiques		NANTA
Chimie et Toxicologie		BRUSTIER
Pathologie générale et Médecine expérimentale		SENDRAIL
Clinique chirurgicale et gynécologie		LEFEBVRE
Anatomie		VALLOIS CLERMONT
Histoire Naturelle		DELAS
Clinique médicale infantile et puériculture		SOREL R.
Pharmacie		CAUJOLLE
Pathologie interne		MOREL
Bactériologie, Hygiène et Médecine Sociale		ANDRIEU
Clinique chirurgicale Infantile et Orthopédie		BOULARAN
Clinique des maladies des voies urinaires		FABRE Pierre
Matière Médicale		VINCENT
Hydrologie thérapeutique et climatologie		MERIEL
Anatomie Pathologique		FABRE Jacques
Clinique d'oto-rhino-laryngologie et de chirurgie maxillo-faciale		CALVET
Clinique Ophtalmologique		CALMETTES
Chimie Biologique		MONNIER
Médecine légale et Déontologie		PLANQUES
Histologie et Embryologie		BROUSSY

Professeurs sans Chaire

Physiologie	MM.	BAISSET
Obstétrique		GUILHEM
Anatomie		COULOUMA

Agrégés

Anatomie	MM.	LAZORTHES
Histologie		BIMES (Ch. de)
Médecine		GADRAT DARNAUD GERAUD DARDENNE LAPORTE
Chirurgie		VIRENQUE GRIMOUD RIEUNAU DIEULAFE DAMBRIN Paul
Ophtalmologie		DEODATI
Chimie Médicale		VALDIGUIE
Physique Médicale		MARQUES
Pharmacie		COUTURIER
Chimie générale pharmaceutique		BLANC
Histoire naturelle pharmaceutique	Mme	DULUCQ-MATHOU

R. UNIV. BIBLIOTHEEK LEIDEN

Cours Complémentaires

Cours d'obstétrique aux élèves Sages-Femmes	MM.	GARIPUY
Cours d'Anat. physiol. et pathol. aux élèves Sages-Femmes		GUILHEM
Chimie pathologie		VALDIGUIE
Chimie biologique		VALDIGUIE
Chimie minérale		BLANC
Stomatologie		CADENAT
Physique pharmaceutique		AUVERGNAT
Dermatologie et Syphiligraphie		BAZEX
Législation pharmaceutique		BOUISSET
Microbiologie		BOUISSET
Clinique de la Tuberculose		MOREL DAMBRIN Paul
Parasitologie		LASSERRE
Botanique et Cryptogamie	Mme	DULUCQ-MATHOU
Chimie analytique	MM.	BLANC
Hydrologie et Géologie		ASTRE
Médecine Sociale et du Travail		BOUNHOURE
Anatomie Médico-Chirurgicale		THOMAS
Pharmacodynamie		BOUNHOURE
Bactériologie et Hygiène		LAPORTE
Urologie		LHEZ
Ophtalmologie		DEODATI
Neuro-Chirurgie		LAZORTHES
Secrétaire de la Faculté		DUCROS

La Faculté déclare n'être pas responsable des opinions émises par les candidats. (Delibération en date du 12 Mai 1891).

« *Liberatio est vita* »
C. L.

Je dédie ce travail

à la mémoire de mon très cher frère Jacques
avec toute la force de mon amour.

à la mémoire de mon grand-père Raymond LAPORTE
que j'admirais et que j'aimais.

à ma mère,
quand je pense à ma mère, je ne trouve pas les mots qui exprimeraient le rythme de mon cœur.

à mon père,
qui nous a appris toute la valeur du travail ; très humble témoignage de mon profond amour filial.

à ma sœur Raymonde et à mon frère, le docteur-vétérinaire Jean LAPORTE,
avec toute ma reconnaissance pour leur générosité et l'expression de mon profond amour fraternel.

à mes neveux Alain et Jean-Jacques et à mon beau-frère Léopold Galy, pilote d'essai,
avec tout mon amour.

à la mémoire de mon oncle Etienne PASSARET et de mon cousin Henri DEVILLE.

à tous mes parents que je réunis dans une même et profonde affection.

à mes trois amis de captivité Gabriel, Emmanuel et Pierre qui m'ont fait oublier que la souffrance ne se partage pas, qu'elle se prend toute pour soi seul. De là est née une amitié inaltérable.

à mes deux amis les docteurs Henri Montané et Raymond Billières,

récemment encore, dans des circonstances particulièrement douloureuses pour ma famille, je pouvais éprouver la solidité des liens qui nous unissent.

à tous mes amis et camarades.

A NOTRE JURY DE THÈSE :

à notre Président de thèse

MONSIEUR LE DOYEN J. CALVET,
Professeur de clinique oto-rhino-laryngologique,
Croix de guerre 39-40.
Chevalier de la Légion d'honneur.

Nous le remercions vivement du grand honneur qu'il nous fait. Qu'il veuille bien agréer l'hommage de notre profond respect.

A NOTRE MAITRE,

MONSIEUR LE PROFESSEUR A. VANDEL,
Professeur à la Faculté des Sciences de Toulouse.

Nous lui sommes très reconnaissant de nous avoir révélé dans son enseignement lumineux, un monde que nous n'entrevoyions qu'incomplètement de par nos seules études de médecine, le *monde biologique.*

Ce que nous lui devons, nous ne saurons jamais assez l'apprécier.

L'idée maîtresse de ce travail lui appartient en propre ; nous craignons de ne l'avoir que trop imparfaitement exprimée.

Qu'il veuille bien agréer avec l'expression de notre admiration et de notre affection, l'hommage de notre profond respect.

A MONSIEUR LE PROFESSEUR SENDRAIL,
Professeur de Pathologie générale et médecine expérimentale,
Mainteneur de l'Académie des Jeux Floraux.

Avec l'hommage de notre profond respect.

A NOTRE MAITRE, MONSIEUR LE DOCTEUR E. CADENAT,
Chargé du cours complémentaire
de clinique odonto-stomatologique
Croix de guerre 14-18.
Chevalier de la Légion d'honneur,

Avec l'expression de notre gratitude et l'hommage de nos sentiments les plus respectueux.

A MONSIEUR LE PROFESSEUR BAISSET.

Avec l'hommage de notre respect et l'expression de notre affection

A NOS MAITRES DES HOPITAUX DE TOULOUSE ET DE LYON.

A NOS MAITRES DES FACULTES DE MEDECINE ET DES SCIENCES DE TOULOUSE ET DE LYON.

A MONSIEUR LE DOCTEUR J. SARROSTE,
Professeur agrégé du Val-de-Grâce.

A ma reconnaissance pour la bienveillance qu'il a eue à mon égard, je joins l'expression de mon affection et de mes sentiments respectueux.

A MONSIEUR LE DOCTEUR A. LABRY,
Chef du Service de Stomatologie de l'Hôpital de la Grave.

Avec toute ma reconnaissance et mes sentiments les plus affectueux.

A MONSIEUR LE DOCTEUR R. SALVADOR,
ancien interne des Hôpitaux,
ancien Chef de Clinique à la Faculté.

Il m'a suivi dans l'élaboration de ce travail. Je le remercie de l'intérêt qu'il a cru devoir y porter et lui exprime mes sentiments les meilleurs.

A MONSIEUR LE DOCTEUR J. DE BRUX,
Chargé de Cours à la Faculté.

Je le remercie vivement de la bienveillance qu'il me témoigne. Que ce modeste travail soit l'expression de ma reconnaissance et de mes sentiments les plus cordiaux.

A MONSIEUR LE DOCTEUR R. RUFFIE,
Médecin-Assistant des Hôpitaux.

En témoignage de mon admiration pour son enseignement brillant et de mon affection.

PRÉAMBULE

L'idée du travail que nous présentons n'est venue, en fin de nos études de médecine, qu'après avoir essayé d'élargir notre champ d'étude, en intégrant l'Homme dans l'ensemble des Animaux et en nous intéressant également aux Végétaux.

A un examen superficiel des ouvrages de la nature, cette dernière nous apparaît avoir travaillé toujours sur un même plan; mais un examen attentif de ces mêmes ouvrages nous étonne par la variété du dessein et la multiplicité des moyens d'exécution.

C'est cet examen sérieux qui nous amènera à ranger l'Homme dans le groupe des animaux, qui nous révèlera la continuité du vivant : *c'est ainsi qu'on peut descendre, par des degrés presque insensibles, de l'être le plus parfait jusqu'à la matière la plus informe.* Toute classification est arbitraire, *la nature marche par des gradations inconnues et partant, elle ne se prête pas totalement à des divisions artificielles. La Systématique n'est qu'une commodité pour étudier.*

Si, après avoir décrit et comparé les différentes formes, animales par exemple, nous nous intéressons à leur succession dans le temps, autrement dit si nous envisageons la Zoologie sous l'angle historique, du point de vue évolutif, nous assistons à l'édification de tous les phylums du règne animal, édification qui a préparé les conditions de l'avènement de l'Homme. Dès lors, il est une notion qui ne peut pas échapper à celui qui observe la nature sous son aspect évolutif : c'est celle de finalité.

Cette notion va nous retenir quelque peu, car elle domine la discipline biologique.

*Si, dans la philosophie d'*Aristote, *la notion de* finalité *intervient sous la forme de la* cause finale *dans l'explication de tel ou tel phénomène, elle joue aussi, dans sa philosophie générale, le rôle de clé du système métaphysique aristotélicien, ou péripatétisme, en ce sens que c'est par la finalité qui anime la nature, que le monde se meut vers l'imitation de Dieu. La nature est un immense effort de la matière brute pour s'élever jusqu'à « l'acte pur », c'est-à-dire à la pensée et à l'intelligence. Dans le cours de ce travail, nous verrons que l'Evolution nous conduit de l'organique au psychique, du psychisme animal à la pensée humaine, l'Homme étant le terme de l'Evolution ou mieux l'Evolution continuant en l'Homme.*

Mais la conception aristotélicienne de la cause finale est soumise, à l'entrée des temps modernes, à une double critique de la part des deux esprits qui sont représentatifs des courants d'où va sortir la science, aux XVI^e^ *et* XVII^e^ *siècles :* BACON *et* DESCARTES. *La science baconnienne va être une science tournée vers ses applications, vers le savoir utilisable, si bien que* BACON *se refuse à admettre une cause finale « stérile ». Pour* DESCARTES, *le monde est un système fermé de moteurs mus; dans ce système* mécaniste, *la finalité ne peut pas trouver sa place.*

De telle sorte qu'à l'origine des temps modernes, des deux grands courants d'où va sortir la science, la considération de finalité se trouve exclue.

Mais au XVIII^e^ *siècle, un certain nombre d'écrivains, les* causefinaliers, *orchestrés par* BERNARDIN DE SAINT PIERRE, *réintroduisaient une vue du monde où pour chanter la gloire de Dieu, on allait s'efforcer de découvrir dans toutes les harmonies de la nature, une finalité anthropocentrique : tout sera organisé dans le monde pour l'Homme. Effectivement on pourra trouver dans tous les phénomènes de la nature, un aspect par lequel ils pourront se rattacher à l'utilité de l'Homme : variations littéraires qui laissent entier le problème.*

Avec la philosophie contemporaine, la question va reprendre la tournure élevée qu'elle tenait au départ. Dans sa Critique du jugement, *le philosophe allemand* KANT (XVIII^e^ s.) *propose une distinction qui, selon lui, éclairerait la notion de finalité et qui, dans une certaine mesure, en justifierait une certain emploi : lorsque nous envisageons un être, son existence relève d'une double série de conditions : d'une part, des conditions qui sont extérieures à lui; d'autre part, des conditions qui lui sont intérieures. Considérons une plante, son existence dépend de la nature du sol, du climat, de la température.*

Ces conditions sont extérieures parce qu'elles ne sont pas inscrites dans l'organisme, et si l'on veut voir de la finalité dans ces conditions, on parlera de finalité externe. *Il appert que nous allons retomber alors dans les divagations des causefinaliers. Par conséquent, la considération de la finalité externe doit être exclue de l'explication scientifique. Mais avec une lucidité géniale,* KANT *considère qu'un être quelconque est toujours un organisme, c'est-à-dire qu'il n'est jamais simple et sa complexité n'est pas le résultat d'une juxtaposition de phénomènes, sa complexité est un* « consensus », *c'est une convergence, une coordination, une solidarité : c'est ainsi que nous ne sommes pas une juxtaposition d'un cœur, plus des poumons, plus d'un tube digestif... nous sommes un tout où tous les organes sont groupés en appareils, les appareils en systèmes, les systèmes en synergies. Un être ne peut donc exister que si chacune de ses parties est en accord avec les autres et si toutes ces parties sont en accord avec le tout. D'où, l'existence de l'être relève de conditions qui lui sont intérieures.* KANT *appelle* finalité interne, *cette adaptation des parties entr'elles et au tout. Finalité devient, ici, synonyme d'ordre.* KANT *pense que cette finalité*

interne doit et peut jouer un grand rôle dans la science. Les recherches ultérieures ont confirmé la haute valeur de cette conception géniale. Presque tout ce que nous avons à retenir du Lamarckisme est là.

C'est alors qu'au XIX^e^ *siècle, Auguste* COMTE *fait remarquer, dans l'élaboration de sa science positive, que la distinction kantienne suppose qu'un être est, comme disait* SPINOZA *pour le critiquer, « un empire dans un empire » c'est-à-dire que la distinction kantienne supposerait qu'un être se suffit à lui-même. Or, l'individu n'a pas cette réalité absolue parce qu'il y a probablement la même adaptation entre un individu et son milieu extérieur, qu'entre les parties qui le constituent. Au fond, s'il y a un tout, ce n'est pas un organisme, c'est l'univers tout entier, et Auguste* COMTE *de rejeter en bloc toute finalité.*

La même critique de la distinction kantienne va se retrouver chez BERGSON (XIX^e^ - XX^e^ S.) *pour les mêmes remarques; seulement* BERGSON *serait d'avis de donner à la finalité une certaine place : c'est que la vie va quelque part; la vie est une* évolution créatrice, *elle a donc pour but de créer. Mais, dès que nous essayons de préciser l'orientation et le sens de cette évolution, nous n'en trouvons aucun : la vie crée pour créer; ce qu'il y a dans la nature, c'est une finalité sans fin, c'est-à-dire sans but. La nature crée sans savoir ce qu'elle crée.*

En définitive, la question semble toujours ouverte pour un esprit logique. On ne peut pas savoir par des discussions de philosophie générale si la finalité — et quelle notion de finalité — peut être féconde. Seule la notion kantienne de finalité interne *est susceptible d'orienter les recherches et doit s'avérer fructueuse, mais c'est moins dans l'être organisé que nous la retrouverons, que dans l'être en voie d'organisation, dans l'intention évolutive de ses tissus.*

Si au lieu d'interroger les philosophes, nous interrogions les savants, que nous répondraient-ils ? Nous prévoyons la réponse du mathématicien : dans le domaine de l'évidence il n'y a pas place pour la finalité. Mais le biologiste ? En biologie, le retour à la finalité est non seulement possible, mais constant. La forme spécifique d'un animal se réalise par le développement d'un œuf : pourquoi un œuf de Poulet donne-t-il un Poulet ?

Si nous envisageons la notion d'espèce, nous sommes obligés d'admettre qu'il semble que la vie veuille conserver l'espèce.

— La notion biologique de fonction *est bien tout imprégnée de finalité : les poumons sont destinés à assurer l'hématose; le sang mis en mouvement par le cœur, est destiné à nourrir les tissus; etc... —*

La Vie a essayé beaucoup de combinaisons diverses, non pas cependant tous les possibles; quant au nombre des membres, des organes, des yeux par exemple, quant aux types de symétrie, quant aux procédés d'adaptation, elle a fait des choix : *il y a, en elle, de la* contingence.

La Vie est marche en avant, l'idée de direction *lui est essentiellement jointe.*

Le mécanisme n'explique jamais que le détail des phénomènes; mais une explication de tous les détails n'est pas encore une explication de l'ensemble, car il reste à expliquer le concours même des mécanismes élémentaires : à quoi seule réussit, dès que l'ensemble est organisme, *dès que* la suite est progrès, *une considération de finalité.*

Si l'on jette un regard d'ensemble sur le monde vivant, nous voyons que Végétaux et Animaux ont, à l'origine, un point de départ commun, qu'à partir de ce point ils évoluent dans des sens directement opposés. L'Evolution consistant essentiellement dans l'acquisition d'un psychisme supérieur, le règne animal nous apparaît comme une immense lignée progressive où culmine la pensée humaine, et le règne végétal comme une immense lignée régressive, à jamais fixée, dont la sensibilité est confinée au tactisme.

Il n'y a rien dans l'histoire de la vie, qui ressemble à la réalisation graduelle d'un programme préétabli; c'est l'imprévisibilité prospective. Il y a dans la Vie « une finalité d'invention tâtonnante ».

C. L.

SOMMAIRE

Le modeste travail que nous présentons est divisé en *cinq Livres*. Nous craignons que cette répartition en livres ne laisse préjuger d'une importance trop grande des différentes parties de notre étude, avec des sections trop marquées entre elles, mais cette division nous a semblé nécessaire.

Dans le *Livre I*, l'examen du squelette et, en particulier du crâne, nous incite à parler d'*Evolution*. On ne peut comprendre la structure de nos organes que si l'on en suit la genèse dans les différents groupes d'animaux, d'organisation plus simple, qui nous ont précédés dans la lignée. Il y a une *évolution dirigée* et le *problème de notre origine* nous donne l'occasion d'étudier tout particulièrement *le mode évolutif* de la vie et d'approfondir cette notion d'*orthogenèse*. Un bel exemple d'orthogenèse est la *dent;* or les dents s'intègrent dans les maxillaires, et les mâchoires des Vertébrés gnathostomes tirent leur origine de l'évolution particulière du *premier arc viscéral*. C'est ce qui nous amène dans le *Livre II* à traiter, très sommairement, du *développement de la bouche et du squelette céphalique chez les Vertébrés*. Dans le *Livre III*, nous faisons une étude rapide de la *dent constituée*, par contre nous insistons sur son *développement* et sur la notion de dent, *os* à texture particulière et qui, de ce fait, s'intègre dans le métabolisme calcique de notre économie. *La denture à travers le phylum des Mammifères* sera envisagée dans le *Livre IV*, avec l'exposé des différentes théories explicatives qu'elle a suscitées. Par l'examen approfondi de la dent, nous nous proposons de suivre diverses phylogénies jusqu'à l'Homme qui fera l'objet de notre dernier livre : c'est ainsi que le *Livre V* traitera des *Hominidés et de leur denture* et que nous y envisagerons l'Homme du point de vue de l'Evolution.

N. B. — Nous avons pensé éviter la surcharge du texte en ne portant pas, ou le moins possible, soit à côté du nom de l'auteur cité, soit en note au bas de la page, le titre de l'ouvrage de référence. Il sera possible de consulter un index bibliographique.

LIVRE PREMIER

Introduction
Histoire de l'Humanité

LIVRE PREMIER

Introduction
Histoire de l'Humanité

Le tissu osseux est ordonné en pièces osseuses, en os, suivant les maquettes fixées par les lois de l'organogenèse et d'après les inductions organisatrices de l'espèce.

Suivant l'idée de Julius WOLFF, on dit que le tissus osseux est modelé par des actions musculaires, que sa silhouette d'os est commandée par la *fonction*.

La loi est générale. Chez tous les êtres vivants du règne végétal comme du règne animal, l'agencement des parties résistantes dans les tissus de soutien, l'organisation de la forme en vue de la solidité, est ordonnée par des facteurs mécaniques.

P. ROUIN dit que chez les *Végétaux*, les cellules à parois dures qui constituent les fibres ligneuses, se multiplient et s'épaississent, si l'on soumet une tige végétale à l'effet d'une force extensive.

Chez les Animaux, il en va de même. C'est pourquoi la diaphyse d'un os long est établie sur le principe du cylindre creux avec systèmes columnaires de Havers, dirigés selon les lignes de force correspondant aux actions mécaniques qui s'exercent sur la pièce osseuse.

De fait, s'inspirant des recherches de WOLFF et de W. ROUX, dans une série de travaux, GALLOIS, BOSQUETTE et JAPIOT ont montré par des coupes, des radiographies, des silhouettages de travées, que pour les Vertébrés, les maxillaires, le crâne, le fémur..., *toute l'architecture osseuse est commandée par les nécessités fonctionnelles.*

Pour la *mandibule*, par exemple, il y a deux systèmes de forces distincts, ayant tous deux origine dans le condyle : un *système alvéolaire* portant les dents, inscrit dans le *système mandibulaire*, large faisceau d'os dense formant le solide bord inférieur de l'os destiné à broyer les aliments contre « l'enclume de la mâchoire supérieure ».

Des systèmes de travées fonctionnelles existent donc dans les os. Il en est qui disparaissent quand la fonction qui les commande cesse de s'exercer : par exemple, les travées sous-alvéolaires n'existent pas chez les Edentés.

Mais alors que sur les membres, les actions musculaires semblent créer des saillies osseuses, au crâne les muscles semblent gêner l'ossification et leurs insertions ne sont plus en saillies, mais en creux : c'est ainsi que la fosse temporale correspond à l'insertion supérieure du muscle temporal.

En fait, René Leriche pense que, du point de vue de la Génétique, il n'y a dans toutes ces influences de la fonction qu'une apparence.

Si nous regardons le modelage osseux au moment même du développement de l'individu, il est évident qu'il se fait sans qu'intervienne le moindre phénomène actif. Chez l'embryon, ce n'est pas la fonction qui modèle le squelette. La forme préexiste aux actions musculaires qui semblent la commander. Elle se réalise en conformité avec cette étrange puissance du devenir, qui est enfermée dans les tissus. La forme se crée sans modelage par la fonction. Et cependant, plus tard, quand la forme sera fixée, elle restera soumise à des forces qui n'agissaient auparavant qu'*en intention*, qui n'étaient que comme un souvenir d'âges révolus et qui, alors, deviennent effectives.

C'est le second principe directeur du *Lamarckisme*, celui que les modernes nomment « *loi de l'inscription dans le patrimoine héréditaire des caractères acquis par le corps* » (Philosophie zoologique - 1809). « *Tout ce que la nature a fait acquérir ou perdre aux individus par l'influence des circonstances où leur race se trouve depuis longtemps exposée et, par conséquent, par l'influence de l'emploi prédominant de tel organe, ou par celle d'un défaut constant d'usage de telle partie, elle le conserve par la génération aux nouveaux individus qui en proviennent, pourvu que les changements acquis soient communs aux deux sexes ou à ceux qui ont produit ces nouveaux individus* » (Lamarck).

Lorsqu'on suit la genèse des formes à travers les différents groupes d'un même phylum, on peut constater que l'organe présente un développement en rapport avec la fonction qu'il remplit, alors qu'il ne nous serait pas permis de dire que c'est le développement de l'œil, par exemple, qui agrandit l'orbite, au seul examen de l'œil de l'Homme.

Le paléontologiste assiste à la genèse des espèces; il sait que pour passer d'une espèce à une autre il faut, dans le temps, plusieurs millions d'années, ce que l'on se représente toujours très mal. Quand le paléontologiste étudie un grand nombre d'éléments fossiles, à chaque couche fossilifère dans une même série correspond une espèce, et si l'on a affaire à une série continue, fait remarquable, il y a des formes intermédiaires qui établissent le passage d'une espèce à l'autre, l'espèce caractéristique correspondant au milieu de la couche.

Songeons, maintenant, au temps qu'a nécessité l'édification du règne animal. Les couches fossilifères remontent jusqu'au Précambrien et elles nous révèlent des formes évoluées à organisation complexe; or, le début du Primaire remonterait à plus

de six cent millions d'années. L'origine de tous les grands groupes du règne animal reste hypothétique, car elle est très ancienne, antérieure aux couches fossilifères.

Reprenons l'exemple cité ci-dessus, de l'œil et de l'agrandissement corrélatif de l'orbite ; examinons ce qui se passe chez les *Oiseaux*. Par leur crâne, les Oiseaux sont des *Reptiles* appartenant à la lignée sauropsidienne. Ils constituent le groupe le plus évolué des Reptiles actuels, représentant la terminaison de la lignée des *Thécodontes*, fossiles du Permo-trias (Primaire-Secondaire). Par l'intermédiaire des † *Pseudosuchia*, les † Thécondontes nous conduisent aux † *Dinosauriens*, aux † *Ptérosauriens*, ces deux groupes appartenant au Secondaire, aux *Crocodiliens* dont il ne subsiste que des *reliques* à l'heure actuelle, et aux *Oiseaux* en pleine micro-évolution à notre époque.

Si l'on suit la genèse des formes à travers les groupes, on observe que l'orbite a acquis des dimensions considérables chez les Oiseaux actuels du fait que l'œil a pris, chez eux, un développement très grand. Déjà, *l'Archéoptéryx*, ancêtre de l'Oiseau actuel, avait une orbite plus grande que celle des Pseudosuchiens. Or, si l'œil des Oiseaux est, dans certaines de ses parties, le plus développé de la série animale, il atteint un perfectionnement inégalé dans la série des Vertébrés et la Buse, pour ne retenir que cet exemple, aurait une acuité visuelle cinq fois supérieure à celle de l'Homme. On a démontré ce fait de la façon bien simple suivante : dans les régions correspondant aux *fovea* (il y a deux fovea, une centrale, l'autre latérale chez les Rapaces diurnes tels que l'Epervier et chez les Oiseaux à vol rapide tels que l'Hirondelle), chaque cellule sensorielle a sa cellule ganglionnaire spéciale. Si l'on calcule la distance qui sépare deux cônes l'un de l'autre, on pourra mesurer la distance minima qui sépare deux points voisins visibles, c'est-à-dire mesurer l'*acuité visuelle*.

Dans la fovea de l'Homme, on compte seize à vingt cônes pour une surface de $10\mu^2$.

Dans la fovea de la Buse, on compte cent éléments sensibles pour une même surface de $10\mu^2$.

D'où, la Buse a, au moins, une acuité visuelle cinq fois supérieure à celle de l'Homme.

Il y aurait beaucoup à dire sur l'œil perfectionné des Oiseaux. Retenons que ce développement et ce perfectionnement extraordinaires sont en rapport étroit avec la fonction : tous les Oiseaux chassent exclusivement à la vue.

La croissance est un fait général dans lequel s'harmonisent toutes les évolutions tissulaires qui, parallèles, s'accomplissent synchroniquement, n'ayant les unes sur les autres que des rapports « d'eutrophie ». Notre modelage crânio-facial se poursuit au delà même de la période de croissance. Dans le cours de la vie et surtout après quarante ans, un homme change encore : sa maquette évolue toujours (Leriche).

Il faut admettre une addition continue de couches extérieures nouvelles et une perpétuelle destruction à la face interne, car

la croissance de l'os n'est pas un phénomène interstitiel. Il n'y a pas d'autre hypothèse possible puisque nous n'avons pas la possibilité de muer comme les *Crustacés*.

Cette croissance excentrique se fait sans action extérieure sensible. De toute évidence, elle n'est pas conditionnée par la pression du contenu. Os, cerveau et méninges évoluent parallèlement, harmoniquement. Normalement, la croissance du crâne est, sans doute, ordonnée par quelque chose que nous ne voyons pas. Ce quelque chose est tout d'abord *l'hypophyse* qui agit par son hormone de croissance. Mais au delà de cette action hormonale, il y a un plan directeur de cette croissance que l'hypophyse suit. Il y a une « *intention évolutive* » des tissus et des organes.

Ce qui frappe lorsqu'on considère les Primates et les Hominidés, c'est que beaucoup de caractères propres aux Hominidés, nous apparaissent comme des *caractères infantiles*. Le jeune Anthropomorphe ressemble plus à l'Homme que l'Anthropomorphe adulte, à telle enseigne que le naturaliste hollandais Bolk considère que beaucoup de caractères des Hominidés sont dus à des phénomènes de *néoténie* (1). Puis Bolk adopte le terme de *fœtalisation* (fœtus) et Garstang celui de *pœdomorphose*, ces deux termes semblent mieux appropriés pour rendre compte des particularités présentées par les caractères des *Hominidés*.

En effet, plusieurs caractères des Hominidés s'expliquent par le fait que ces derniers ont conservé des caractères de jeunesse de leurs ancêtres. On arrive à ce résultat que les caractères des Hominidés sont, à bien des égards, des caractères plus primitifs, plus simples, plus généralisés, moins spécialisés que ceux des Singes et des Anthropomorphes.

Ainsi, il peut y avoir dans l'évolution de véritables phénomènes de rajeunissement faisant apparaître des caractères de jeunesse susceptibles d'évolution ultérieure.

Parmi ces *caractères de jeunesse*, si particuliers aux *Hominidés*, on cite souvent le grand développement du crâne, qui est un caractère de fœtus, de même que le grand développement du cerveau; la réduction de la face, de l'arcade sourcilière, des mâchoires; l'absence de crête sagittale; le faible développement des canines qui ne deviennent jamais des crocs comme chez les Anthropomorphes; le faible développement des muscles masticateurs. Tous ces caractères sont des caractères de jeunesse que l'on rencontre chez le jeune Anthropomorphe, mais qui dépassent ce stade chez l'adulte. L'Homme adulte se rapproche du jeune Anthropomorphe.

Les *Hominidés* sont caractérisés par un *développement retardé* qui leur a fait garder des caractères de jeunesse; ce développement est d'une extrême lenteur. C'est ainsi que la myélinisation des fibres nerveuses se produit de façon très tardive et ne se termine qu'à l'âge adulte; que le développement des dents est

(1) *Néoténie* : La néoténie est le fait qu'un organisme, encore à l'état larvaire, est capable de se reproduire. Exemple : l'*Axolotl* est la forme larvaire d'un Batracien Urodèle, l'*Amblystome*.

tardif; que les sutures crâniennes perdent leur laxité seulement dans les six mois qui suivent la naissance, la bande de tissu conjonctif qui les sépare diminue; les os commencent à s'engrener; entre la seconde et la troisième année, il n'y a plus d'espace conjonctif entre les os; tout est ossifié; et cependant la croissance continue, la capacité du crâne s'adaptant continuellement à celle du cerveau; en deux ans, cette capacité se triple; chez le nouveau-né, elle est le quart de ce qui sera chez l'adulte; la croissance continue donc excentriquement, sans que nous comprenions bien comment, jusque vers l'âge de trente ou quarante ans. Ce développement retardé a des conséquences considérables : la période de variabilité, de malléabilité et partant d'éducabilité est très longue, une vingtaine d'années, ce qui facilite l'acquisition de fonctions nouvelles.

Toutes ces modifications du développement s'expliquent par un facteur unique, un *facteur hormonal;* il est vraisemblable que, toutes, elles relèvent des hormones de croissance, sécrétées par l'hypophyse, le corps thyroïde, le thymus et les gonades. Nous pouvons obtenir, de façon expérimentale, des phénomènes de néoténie chez les Batraciens en modifiant la sécrétion hypophysaire ou thyroïdienne.

On sait, par exemple, que la néoténie occasionnelle des races d'Axolotls réfractaires à la métamorphose, est due à un hypofonctionnement de la thyroïde : c'est un phénomène d'hypothyroïdie.

Mais, si nous envisageons d'un point de vue général l'évolution organique, et nous y reviendrons dans le cours de ce premier livre, nous remarquons que l'Evolution tend vers un développement plus considérable du système nerveux, du cerveau; elle tend vers une élévation du psychisme; dès lors la pœdomorphose nous apparaît comme un moyen dont s'est servie l'Evolution pour satisfaire la réalisation d'un psychisme supérieur.

Parmi les différents os, il en est un, de texture particulière, qui acquiert, du point de vue phylogénétique, une importance considérable, c'est la *dent.*

Sa morphologie est essentiellement guidée par sa fonction : c'est ainsi que sur une même arcade, les dents en rapport avec les lèvres, qui apparaissent quand la bouche est ouverte, ont une action essentiellement préhensile et leur forme, peu modifiée dans les différentes lignées, sera tout à fait différente de celle des dents postérieures, en rapport avec les joues, près du bras de levier de la mâchoire, qui ont une fonction de mastication et deviennent caractéristiques d'une lignée.

Son développement est corrélatif de celui des mâchoires, lui-même en corrélation avec le développement du crâne.

La dent est un très bel exemple d'évolution dirigée, d'*orthogenèse.*

L'établissement de la généalogie d'un groupe se fait par l'étude de documents fossiles et ces documents ne sont constitués que par des éléments du squelette, particulièrement résistants, débris de crânes, de mâchoires armées le plus souvent de leurs dents.

Comme nous l'avons mentionné, certaines dents, par la diversité morphologique extraordinaire de certaines de leurs parties, deviennent caractéristiques d'un groupe, permettent de suivre la lignée jusqu'à son origine, d'établir des filiations entre des groupes différents, et c'est ainsi que leur étude est particulièrement précieuse quand on envisage le règne animal sous l'angle de son histoire, quand on s'intéresse à l'évolution zoologique.

Une partie de cette histoire a soulevé bien des problèmes qui n'avaient rien de biologiques : c'est *l'histoire de l'humanité.*

Quand on manquait de documents, l'esprit pouvait se perdre dans le jeu de la métaphysique ; à l'heure actuelle, la rigueur scientifique étaye, avec de bons documents, l'esprit qui cherche à se représenter, de façon objective, notre origine.

Nous nous proposons de remettre en mémoire, en insistant particulièrement sur le mode évolutif de la vie, les principales théories relatives à cinq ordres de questions intéressant nos origines, selon un plan établi par G. Montandon :

1° Question des connexions intercontinentales ;

2° Question du mode évolutif de la vie ;

3° Question du mode d'apparition des Hominidés ;

4° Question du rattachement des Hominidés aux Primates ;

5° Question de l'apparentement des documents découverts.

I. — QUESTION DES CONNEXIONS INTERCONTINENTALES. — La question des connexions intercontinentales relève de la géographie et ne concerne peut-être pas les Hominidés. Elle n'en doit pas moins être mentionnée, pour parer à toute éventualité peut-on dire, et parce qu'elle concerne tout de même les premiers Primates, c'est-à-dire l'ordre zoologique auquel l'Homme appartient. La face de la Terre n'a pas toujours présenté l'aspect que nous lui connaissons : certains continents actuels étaient coupés par l'eau, certains continents séparés étaient réunis. Il s'agit de savoir si les connexions intercontinentales d'autrefois étaient réalisées par des continents aujourd'hui effondrés, ancienne théorie des *ponts continentaux*, ou bien si la Terre ne formait qu'une seule plaque continentale qui se serait disloquée par la suite, théorie des *translations continentales* de Wegener. Nous avons dit que les Hominidés n'étaient peut-être pas intéressés à l'affaire. En effet, on n'a pas trouvé de traces certaines d'ancêtres de l'Homme en Amérique ; on en déduit que ce continent n'avait plus de communications avec l'Europe lorsque prirent naissance les premiers Hominidés et que le peuplement de l'Amérique dut s'effectuer par l'Homme proprement dit, à travers le détroit de Bering et à une époque relativement récente.

L'arrivée de quelques groupes humains en Amérique du Nord par le Groenland (car c'est l'extrême nord de l'Amérique qui

se serait écarté le plus tardivement de l'Europe) et en Amérique du Sud par la Terre-de-Feu, depuis l'Australie, et par le continent antarctique viable, ne pourrait avoir été que secondaire et ne pourrait avoir comporté qu'un nombre d'individus limité. A moins de découvertes renversant ces données, le creuset où s'est forgée l'humanité a été l'ancien monde.

II. - QUESTION DU MODE EVOLUTIF DE LA VIE. — La question du mode évolutif de la vie comporterait l'exposé des anciennes et nouvelles théories relatives à l'évolution ; nous en rappellerons les principales tendances

Le terme d'*Evolution* peut être entendu dans des sens très divers. C'est l'*angle* sous lequel on peut envisager les Sciences les plus variées ; c'est une façon de se poser pour examiner certaines questions. C'est ainsi que sous l'angle historique, nous pouvons envisager la Zoologie.

L'évolution en Zoologie est l'histoire des animaux, quelle que soit cette histoire. Si, même, la fixité des espèces, selon Linné, était réelle, l'évolution subsisterait. Celle-ci est un fait : on ne peut être pour ou contre ; on peut, en revanche, différer d'avis sur le mode d'évolution.

Le *fixisme intégral* n'a plus d'adeptes.

Le *transformisme*, c'est-à-dire l'évolution lente et imperceptible des organismes, sous la pression de facteurs principalement externes, est reconnu comme nécessitant une révision, aussi bien sous la forme que lui donnait Lamarck — adaptation au besoin — que sous celle que soutenait Darwin — sélection naturelle.

Le transformisme a dû céder une partie de ses positions au *mutationnisme* de l'Hollandais De Vries. Par opposition à la transformation lente et continue des êtres, ce principe comporte des changements brusques dits *mutations*. Si, d'une part, il ne peut prouver expérimentalement que des mutations intraspécifiques, c'est-à-dire à l'intérieur même des espèces et non pas d'une espèce à une autre, d'autre part, il faut bien s'entendre sur ce que peut être une mutation. Elle ne doit pas être conçue comme une transfiguration de tout l'être. Un ou quelques-uns des très nombreux facteurs ou déterminants héréditaires ou encore « gènes » (Johannsen - 1909) se modifiant sous l'empire de causes généralement inconnues, produisent les nouveaux êtres de la lignée, une modification du caractère correspondant au gène et se montrant immédiatement héréditaire. Mais la mutation peut sans doute s'être déjà produite et ne pas être encore visible, et quand elle se manifeste, elle peut paraître si minime qu'elle simule un transformisme graduel. Cependant, quelle que soit l'apparence de l'évolution, les changements ne peuvent probablement se produire que par *mutation*, pour la raison que

celle-ci reposera sur un changement chimique et que les éléments primordiaux chimiques ne peuvent muter que par entités entières.

Il en résulte ce fait essentiel pour l'Evolution générale que de même que la matière vivante est discontinue, de même la mutation est discontinue.

Un autre point serait le suivant : la mutation porte-t-elle habituellement sur un seul individu qui la transmet à ses descendants, ou sur une masse d'individus à la fois? Les observations de Morgan (U. S. A. - 1910) sur les très nombreuses mutations de la *Drosophile*, les observations de mutations chez les Vertébrés (Oiseaux, Mammifères, Rongeurs, Carnivores, Ongulés...) ont montré que les mutations se retrouvent dans les différentes espèces. Elles ne se font pas au hasard; elles présentent une grande ressemblance et rappellent celles observées chez la forme type. Les mutations n'ont rien d'artificiel : il y a un parallélisme extraordinaire entre les mutations qui surviennent accidentellement et les différences raciales, spécifiques, génériques qui séparent les animaux. Si beaucoup de ces mutations sont anormales, aboutissent à des anomalies, il n'en demeure pas moins que dans les espèces voisines, on voit apparaître des mutations parallèles : ceci montre qu'il y a un caractère fondamental identique chez tous les individus d'un même groupe — Mammifères, par exemple. — Mais les gènes ont une structure d'une grande stabilité et, à part quelques exceptions, les mutations sont un phénomène relativement rare.

Nous citerons ensuite la curieuse doctrine de l'Hollandais Lotsy pour qui tous les nouveaux types sont dus à l'*hybridisme* de types antérieurs, cela depuis l'origine...

Enfin, la doctrine suivant laquelle l'Evolution est due, dans ses lignes principales, à des *forces internes* — l'espèce succédante étant en puissance dans l'espèce antécédente, comme les cellules d'un œuf qui se développe — va nous retenir plus longtemps. Comme nous l'avons vu, la base de toute évolution, c'est la *mutation*. Mais la mutation se produit au hasard; elle obéit à des lois générales qui n'ont rien de biologique. Or, les variations qui donnent naissance aux organes, en particulier aux organes adaptés à un certain but, sont des variations dirigées, ce sont des organogenèses dirigés, des *orthogenèses* (Eimer). Ou la variation est dirigée par des facteurs extérieurs à l'organisme : c'est la sélection, mais alors on imagine mal comment la sélection agit sur des organes aux premiers stades de leur formation et encore inutiles, ou le principe de direction qui assure la variation orthogénétique doit être recherché *dans l'organisme lui-même*. Nous pensons que c'est dans ce sens qu'il faut comprendre *la finalité interne* de Kant. C'est cette voie qui permettra, par l'expérimentation, d'aboutir à une solution satisfaisante du problème de l'*adaptation*, problème essentiellement biologique. Si tout n'est pas adapté dans la vie ou peut être mal adapté, c'est ainsi que, pour ne retenir qu'un exemple bien connu du clinicien, *la douleur* est un phénomène mal adapté, il

n'en demeure pas moins qu'il y a des organes adaptés à un but, et nous ne saurions donner de meilleur exemple que *la dent et les mâchoires.*

Ce qui définit le mieux l'adaptation, c'est la *corrélation*, la *coaptation* de Cuénot. Il est très difficile d'affirmer quand un caractère est seul, que c'est un caractère adapté, mais lorsque plusieurs structures morphologiques, embryologiquement différentes, ou lorsque deux ou plusieurs phénomènes physiologiques sont liés, il ne peut pas y avoir là un fait du hasard. Ces corrélations se produisent par voie hormonique. La matière vivante possède un pouvoir d'organisation. Nous ne rappellerons pas ici les nombreuses observations et expériences qui ont trait à ce phénomène, nous n'en retiendrons que deux :

1. — *Expérience sur l'œuf du Triton :*

La *méthode des marques colorées* à l'aide de colorants vitaux, a rendu manifeste la présence, dans la blastula de Triton, de

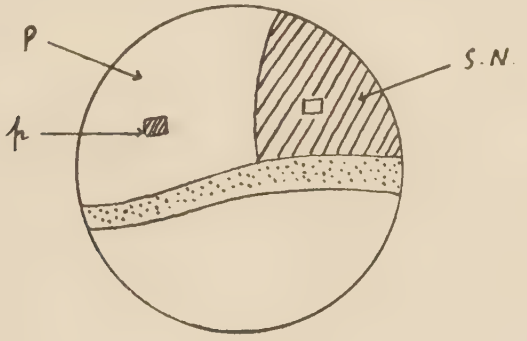


Fig. 1 - Stade Blastula de l'œuf du Triton.
Le fragment "p" prélevé dans le territoire nerveux "S.N." et implanté dans le territoire cutané "P", donnera naissance à de la peau.

zones différentes qui donneront naissance à telle ou telle partie de l'organisme. Ceci n'implique, en aucune façon, que ces différents territoires sont déjà déterminés respectivement dans l'édification de telle ou telle partie du corps du Triton à venir. Si

nous prélevons un fragment dans la zone qui, normalement, aurait donné naissance à du tissu nerveux et si nous l'implantons dans la zone qui, normalement, donnera naissance à de la peau, ce fragment formera de la peau. Inversement, si nous prélevons un fragment dans le territoire qui, normalement, aurait donné naissance à de la peau et si nous l'implantons dans le territoire qui, normalement, donnera naissance à du tissu nerveux, ce fragment formera du tissu nerveux.

Ainsi nous voyons qu'au stade Blastula, les transplantations croisées effectuées sur l'œuf de Triton, évoluent suivant leur environnement. Les différents territoires ne sont pas encore déterminés (Voir fig. 1).

Reprenons l'expérience au stade Gastrula. Un fragment de la zone nerveuse greffé dans la zone cutanée, élabore du tissu nerveux. Inversement, un fragment de la zone cutanée, greffé dans la zone nerveuse, élabore de la peau.

Ainsi nous voyons qu'à la gastrulation, les transplantations croisées évoluent suivant leur origine, non plus suivant leur environnement. Au stade de Gastrula, la détermination est acquise.

2. — *Expériences sur les embryons de Poulet :*

Spemann prélève un fragment du croissant neuro-cordo-mésodermique qui détermine l'élaboration du système nerveux et de son squelette, dans un embryon de Poulet de pigmentation claire et le greffe à la face ventrale d'un embryon de Poulet de pigmentation foncée. Il se développe alors un embryon secondaire qui n'est formé que partiellement par des parties foncées empruntées à l'hôte, et partiellement par des parties claires empruntées au greffon. Cet embryon fabuleux est une *chimère*. La partie greffée s'est développée non seulement de façon autonome, pour son propre compte, mais encore elle a déclenché l'organisation, à partir d'un matériel banal, de tissus les plus variés. Le croissant neuro-cordo-mésodermique d'où avait été tiré le greffon, a reçu le nom *d'organisateur*. L'élément organisateur peut, à partir d'un matériel banal, induire la formation d'organes différenciés.

Ainsi *l'embryologie causale* (1) à qui l'on doit les notions de localisations germinales, d'organisateur, de détermination, de régulation, de gradient, de champ d'un intérêt considérable, est

(1) On divise l'*Embryologie* en deux disciplines différant surtout au point de vue des techniques mises en œuvre : l'*embryologie descriptive* et l'*embryologie causale*. La première, science purement morphologique, étudie la manière dont se forment les différents organes de l'embryon chez les espèces les plus variées. La seconde, science purement expérimentale, utilise des méthodes physiologiques particulières auxquelles on a donné le nom de micrurgie; ces méthodes ont permis la réalisation d'une vaste gamme d'opérations ingénieuses (destructions localisées, transplantations, explantations, translocations, etc...) qui ont rendu possible une analyse serrée des causes et des facteurs de l'ontogenèse.

engagée dans une voie qui s'avère fructueuse Les facteurs morpho-génétiques qu'elle a découverts et dont elle poursuit l'analyse avec succès, doivent posséder une base matérielle dont nous ignorons encore la nature : c'est à *l'embryologie physico-chimique* d'essayer de la déterminer. Depuis une quinzaine d'années, quelques chercheurs ont affronté des problèmes délicats, mais importants et séduisants : quelle est la nature physico-chimique des localisations germinales, des gradients? A quoi tient le pouvoir inducteur des organisateurs? Quelles sont, quantitativement et qualitativement, les réactions chimiques qui se succèdent pendant l'ontogenèse et conditionnent celle-ci? Avec Jean Brachet (conférence faite le 14 décembre 1936 à l'Institut des Hautes Etudes de Belgique) nous nous en tiendrons à l'examen du *métabolisme respiratoire* que nous suivrons pendant les stades principaux de l'ontogenèse, laissant délibérément de côté nombre de problèmes intéressants tels que la localisation des ferments protéolytiques et oxydants dans l'œuf, le mécanisme de la synthèse de l'acide nucléique au cours de l'ontogenèse, etc...

1) *Oogenèse :* Le métabolisme de l'oocyte en voie d'accroissement nous est à peu près complètement inconnu : nous savons seulement que, pendant cette période, l'œuf est le siège d'un métabolisme essentiellement constructif — anabolisme — permettant la synthèse des réserves protidiques, lipidiques et glucidiques indispensables au développement ultérieur.

2) *Activation et fécondation :* C'est à Warburg que revient le mérite d'avoir mesuré pour la première fois avec précision l'influence de la fécondation et des agents parthénogénétiques (hypertonie, chaleur, cyanure) sur le métabolisme de l'œuf vierge ; travaillant sur l'Oursin, Warburg a démontré que l'activation a pour conséquence un accroissement énorme du taux des oxydations, quintuplant environ la respiration. C'est alors que J. Loeb supposa que l'œuf vierge se trouvait dans un état d'inhibition dont l'activité le ferait sortir.

Runnstrom et ses élèves montrèrent que le ferment respiratoire de Warburg, qui catalyse 90 % de la fixation d'oxygène, est inhibé dans les œufs vierges; cette inhibition est levée instantanément par la fécondation ou l'activation parthénogénétique.

Runnstrom est parvenu à mettre en évidence une autre conséquence chimique de l'activation : c'est la production, à ce moment, d'un acide fixe qui tire son origine de réactions anaérobiques et disparaît en partie par oxydation lors de l'accroissement de l'absorption d'oxygène qui fait suite à la fécondation. Cette production d'acide entraîne aussitôt un grand nombre de conséquences : dégagement d'acide carbonique libre par action de déplacement sur les bicarbonates, modifications profondes de la production d'ammoniaque. Tous les agents parthénogénétiques usuels font apparaître cet acide; rapprochant cette observation de l'action activante bien connue des acides gras pénétrants et de l'acide carbonique, Runnstrom conclut que la production anaérobique d'un acide dont l'oxydation est couplée avec

la respiration est une condition nécessaire à la mise en marche du développement de l'œuf.

Mais les phénomènes observés chez l'Oursin, n'ont pas une signification générale. Alors que la fécondation fait monter le taux des oxydations chez l'Oursin dont l'œuf vierge respire à peine, elle abaisse au contraire la respiration d'espèces (*Chætopterus*, *Cumingia*) dont les œufs vierges absorbent de l'oxygène en grandes quantités. Et Whitaker de faire remarquer que ce qui caractérise la fécondation, ce n'est pas qu'elle élève le métabolisme, mais *qu'elle le ramène à un chiffre normal.*

3) *Segmentation :* Chez certaines espèces, les clivages entre les cellules se font avec un synchronisme satisfaisant entre les divers œufs d'une même ponte pendant quelques cycles mitotiques (Oursin, et surtout Grenouille) : cet avantage pour l'expérimentation permet de rechercher si la division cellulaire est un phénomène purement physique ou si elle s'accompagne au contraire de réactions chimiques spécifiques à caractère rythmique.

Runnstrom à montré que, chez l'Oursin, il se produit à certains stades de la mitose — prophase et anaphase — un acide fixe qui se formerait en anaérobiose et dont l'oxydation paraît couplée à la respiration. Il en résulte, lors de la prophase et de l'anaphase une série de phénomènes liés les uns aux autres : production d'acide, augmentation de l'absorption d'oxygène, libération d'acide carbonique aux dépens des carbonates. A la métaphase et à la télophase, la consommation d'oxygène et la production d'acide carbonique s'abaissent, tandis que la réserve de bicarbonates se reconstitue.

Des faits qui viennent confirmer ces observations, ont été mis en évidence par Rapkine et Reiss.

Dans l'œuf de Grenouille, on a pu mettre en lumière l'existence de variations cycliques de la consommation d'oxygène pendant la segmentation : comme chez l'Oursin, c'est au moment de la prophase et de l'anaphase que la fixation d'oxygène présente son maximum, tandis que le taux des oxydations s'abaisse pendant la métaphase et la télophase. Or, les mitoses de segmentation peuvent se prolonger pendant de longues heures dans des conditions rigoureusement anaérobiques : les variations de la consommation d'oxygène, qui accompagnent l'activité cinétique ne sont donc certainement pas la cause de la mitose et elles ne constituent qu'un épiphénomène, témoin de processus anaérobiques plus importants à allure cyclique.

Dans le cas de la Grenouille comme dans celui de l'Oursin, il semble bien que des réactions anaérobiques liées aux oxydations jouent un rôle important à certaines phases de la mitose.

4) *Gastrulation :* Dans l'œuf de Grenouille, capable de se développer en l'absence d'air pendant la segmentation, la mesure du métabolisme, pendant cette période, révèle que la consommation d'oxygène est relativement faible et que le quotient respiratoire reste anormalement bas : 0,65 environ.

Le tableau change complètement à la gastrulation. En effet, la gastrulation s'accompagne d'un métabolisme hydrocarboné qui faisait défaut aux stades précédents; la teneur du glycogène s'abaisse, et le quotient respiratoire passe de 0,65 à 1.

5) *Centre organisateur :* Le *centre organisateur* est l'une des notions les plus importantes qu'ait dégagée l'embryologie causale. Ce sont les travaux de SPEMANN qui ont montré que la portion de l'œuf qui s'invagine en premier lieu au cours de la gastrulation — la *lèvre dorsale* du blastopore — jouit de propriétés inductrices remarquables que nous avons mentionnées plus haut. Il est

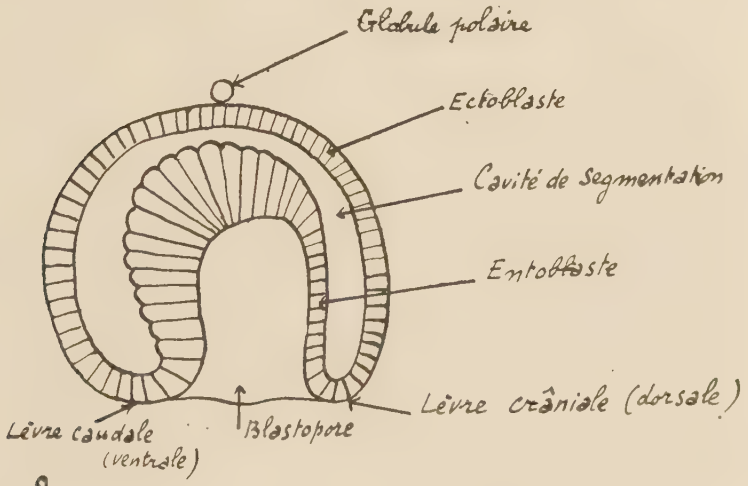


Fig. 2 - Amphioxus - Stade avancé de la gastrulation. (In Brachet).

venu naturellement à l'esprit des expérimentateurs, d'attribuer le pouvoir inducteur des organisateurs à l'existence d'une substance inductrice spécifique : idée fondée sur le fait que des extraits aqueux ou alcooliques de lèvres dorsales de blastopores conservent leurs propriétés inductrices. L'expérimentation a montré que des substances chimiques pures extrêmement différentes sont actives, et l'on peut signaler parmi celles-ci, des stérols, les dérivés carcinogénétiques du dibenzanthracène, des acides gras, les acides nucléiques; l'acide adénylique, les nucléoprotéides.

Or, il est assez aisé d'isoler l'organisateur et, à titre de témoin, un fragment de lèvre ventrale du blastopore présomptif — zone marginale ventrale — : celui-ci est dépourvu de toute capacité inductrice, mais est comparable à l'organisateur au point de vue de sa richesse en protoplasme et en enclaves vitellines. Après

avoir laissé les fragments se cicatriser, on peut mesurer leur métabolisme par différentes microméthodes. On constate alors que l'organisateur possède une consommation d'oxygène légèrement plus élevée que la zone marginale ventrale; par contre, pour ce qui est du quotient respiratoire, alors qu'il n'atteint qu'une valeur de 0,8 dans la zone marginale ventrale, il approche de l'unité pour l'organisateur. Il est légitime d'admettre que l'organisateur possède un quotient respiratoire élevé en rapport avec un métabolisme hydrocarboné. D'ailleurs, des faits viennent corroborer l'idée qu'il doit exister une relation entre le métabolisme hydrocarboné et le pouvoir inducteur de l'organisateur : on a pu montrer, en effet, par des microdosages que l'ectoderme perd une partie de son glycogène lorsqu'il s'invagine pour constituer la lèvre dorsale du blastopore.

Il se dégage nettement de cet ensemble de données que l'organisateur serait la partie de la larve où débute le métabolisme hydrocarboné caractéristique de la Gastrula; il est probable que ce type de métabolisme, partant de la lèvre dorsale du blastopore, s'étend de proche en proche et finit par envahir l'ensemble de la larve.

On en arrive à l'idée qu'il doit exister des différences d'ordre qualitatif et quantitatif dans le métabolisme de diverses parties d'un même germe; cette manière de voir est confirmée par les expériences de Lindhal : chez l'Oursin, la région animale de l'œuf est douée d'un métabolisme hydrocarboné tandis que la région végétative possède un métabolisme principalement protéique. Dorfmann a démontré que le pH du pôle animal de l'œuf vierge de Grenouille, dépasse celui du pôle végétatif d'une demi-unité.

L'existence de différences physico-chimiques caractéristiques entre les divers territoires de l'œuf, semble désormais acquise et on ne peut que rapprocher ce fait de la découverte des localisations germinales.

Il y a une dizaine d'années, Albert Dalcq et Jean Pasteels expérimentant sur les œufs de Chordés et particulièrement sur l'œuf de Grenouille, isolaient la notion de *seuil* (seuil d'invagination et seuil d'induction) à côté des notions de gradient et de champ cortical. Le *gradient vitellin* varie du pôle végétatif vers le pôle animal (V $\rightarrow$ v) : le maximum est atteint à quelque distance du pôle végétatif, alors que le minimum confine au pôle animal où il conserve une valeur positive.

Le *champ cortical dorso-ventral* a son foyer situé, par rapport à l'axe primordial de l'œuf, à un niveau variable selon les groupes zoologiques. C'est ainsi que chez les Amphibiens qui constituent un type moyen, on peut placer ce foyer vers l'équateur de l'œuf, d'après la position du croissant gris. La substance active est répandue sur toute la surface du germe destinée à se cellulariser; sa concentration décroît (C $\rightarrow$ c) suivant un système de lignes de forces. Chez les Amphibiens, la décroissance pourrait être considérée comme rapide au voisinage du centre, plus modérée dans le territoire intermédiaire, et minime vers la région ventrale.

Suivant la loi d'action de masses, les produits C × V ont une valeur différente pour chaque point de la surface du germe, valeur qui constitue le *potentiel morphogénétique*. L'évolution morphogénétique sera régie par les valeurs d'un nouveau champ : *champ de potentiels morphogénétiques*. Le potentiel morphogénétique ayant une valeur différente en chaque point de la surface de l'œuf, les différences d'activité fonctionnelle, qui apparaissent et se manifestent par les mouvements formateurs, indiquent que le *niveau* de C × V a une importance décisive. La première ségrégation qui se présente concerne les territoires qui s'invaginent et ceux qui restent en surface. Un *premier seuil* en décide ; au-dessus de celui-ci, les cellules subissent une déformation générale qui les entraîne dans la profondeur. L'apparition de la lèvre blastoporale et son extension progressive ne font qu'extérioriser la zone la plus intense de potentiel morphogénétique : c'est là que le *seuil d'invagination* est atteint en premier lieu. Les cellules dans lesquelles C × V reste définitivement en dessous de ce seuil, réalisent une simple augmentation en surface, qui caractérise l'épibolie (œufs centrolécithes).

Il y a un autre seuil, supérieur à celui de l'invagination, qui est le *seuil de l'induction*. Après l'invagination, l'induction se fera en fonction des valeurs de C × V. Les territoires ayant un C × V inférieur au seuil d'induction, induiront l'épiblaste, les autres le champ neural. Alors que, chez les Chordés, le produit C × V règle la gastrulation, la diversification sera régie par le rapport C / V.

L'école de Runnstrom, nous l'avons vu plus haut, a démontré l'existence, dans l'œuf d'Oursin en segmentation, de deux gradients principaux : l'un (A) a son sommet dans la région animale, il est lié à un métabolisme hydrocarboné ; l'autre (P) a son sommet au pôle végétatif et paraît surtout lié à un métabolisme protidique. Or, divers faits ont permis d'homologuer le champ dorso-ventral (C) des Chordés et le gradient animal (A) des Echinodermes, le gradient vitellin (V) des Chordés et le gradien végétatif (P) des Echinodermes.

Mais, chez les Echinodermes, le jeu des facteurs A et P doit être envisagé différemment de celui des facteurs C et V des Chordés du fait des différences fondamentales dans l'organisation initiale du cytoplasme, qui existent entre ces deux groupes zoologiques. C'est ainsi que chez les Echinodermes, c'est le rapport P/ A qui réglera la gastrulation, alors que la diversification sera régie par le produit P × A : le jeu des facteurs est ainsi inversé par rapport à celui des Chordés.

Ainsi dans les deux types de développement — Oursin et Amphibien — qui ont été jusqu'à ce jour analysés de la manière la plus précise, la considération de deux groupes de facteurs correspondant chacun à des éléments chimiques dont l'embryologie physico-chimique précisera la nature, fournit une interprétation satisfaisante par la seule considération des *quantités* initialement présentes en chaque point de l'œuf : la destinée de chaque territoire est fonction, au sens mathématique du mot, de sa situation

dans l'ensemble du germe (*loi de Driesch*). La notion de *seuil* joue un rôle capital.

Ce serait une erreur que de croire qu'il en va exactement de même dans les œufs de tous les groupes animaux, il n'en demeure pas moins que le pouvoir morphogénétique de l'œuf, c'est-à-dire ce qui distingue celui-ci d'une cellule banale, est toujours dû à la présence de deux ordres de conditions : avec la constitution classique du noyau, la notion de *champ* (Weiss) et celle de *seuil* (Dalcq et Pasteels) sont représentatives des deux grands facteurs de la morphogenèse.

Si, quittant le développement de l'individu, nous nous intéressons à celui de la lignée, nous voyons qu'il y a parallélisme de l'évolution embryologique et de l'évolution phylogénétique, parallélisme de l'ontogenèse et de la phylogenèse.

Des organes adaptatifs viennent se superposer à plusieurs lignées tout à fait différentes. C'est ainsi que l'*adaptation à la vie fouisseuse* se retrouve chez les *Notoryctès* (Marsupiaux), les *Taupes* (Insectivores), les *Chrysochlores* (Insectivores), les *Spalax* (Rongeurs). Ces adaptations sont superposées à un courant profond de l'évolution, en masquent la figure. Nous retrouvons l'idée fondamentale du Lamarckisme. C'est là le vrai problème de l'évolution que cette *gradation : l'évolution progressive*, cause prédominante qui amène une complication et un perfectionnement graduels de l'organisation. Nous assistons dans l'évolution à une complication progressive des organismes. C'est ce courant essentiel qui a créé les grands groupes d'organisation animaux, du Virus jusqu'à l'Homme. Ce courant est un fait. Les organismes animaux et végétaux se sont succédé *dans un ordre donné et hiérarchisé*. La continuité du vivant ne saurait être mise en doute.

Il est bien entendu que l'Evolution n'est pas une *réalité expérimentale*, un phénomène susceptible d'une reprise par l'expérience, mais personne ne ferait grief au géologue de ne pas reproduire les plissements et les cassures de la croûte terrestre qu'il décrit et dont il fixe la date.

La réalité de l'Evolution avait été révélée aux premiers philosophes de la nature. N'est-ce point après avoir retracé l'histoire fidèle des objets de la nature qu'Aristote établit le fondement de son système métaphysique d'une ampleur qui n'a jamais été égalée, qui nous conduit de la matière la plus informe à la pensée humaine ?

L'étude des Vertébrés, le groupe animal pour lequel nos connaissances paléontologiques sont le plus approfondies, a démontré d'une façon saisissante, cette continuité qui fait « éclater » toutes nos classifications et rend arbitraires les divisions systématiques les plus fondamentales.

Le principe de l'Evolution est le seul qui ait projeté une lumière vive sur le monde organique. Si on l'abandonne, on renonce du même coup à comprendre quoi que ce soit au vivant et aussi à l'Homme ; dès lors, on est dans le chaos, le monde organique se résoud en une poussière de formes disparates dont l'étude devient

aussi incompréhensible que « la lecture d'un message chiffré dont on aurait perdu la clef » (VANDEL).

Le fait de l'évolution est prouvé par des arguments paléontologiques, anatomiques et embryologiques.

a) *Arguments paléontologiques :* Les documents paléontologiques se disposent suivant une *hiérarchie* qui va du simple au complexe. Les organismes se sont succédé dans un ordre hiérarchisé : les formes simples précédent les formes complexes. L'ordre que présuppose l'évolution graduelle des organismes, s'est toujours trouvé respecté dans les documents paléontologiques que nous connaissons. C'est ainsi que nous ne verrons pas un Oiseau à l'époque primaire, nous ne verrons pas un Hominidé à l'époque secondaire.

La plus grosse lacune de la paléontologie, c'est que nous ne connaissons rien des terrains précambriens. Or, au Cambrien, tous les grands ensembles du règne animal existent déjà, même les Vertébrés.

Grâce aux recherches des savants américains, de WALCOTT en particulier, la faune cambrienne a pu être établie et comprend : des Spongiaires, des Cœlentérés, des Annélides, des Mollusques (même des Céphalopodes), des Arthropodes très divers (Trilobites, Crustacés décapodes, Chélicérates), des Brachiopodes, des Echinodermes.

Tous les types rencontrés sont *aquatiques.* Au Cambrien, il n'y a pas de formes terrestres. Les *formes terrestres* sont des formes spécialisées, dérivées des formes aquatiques. Elles n'apparaissent qu'au Dévonien ; les *formes aériennes,* plus spécialisées encore, n'apparaîtront qu'au Secondaire.

Mais si la paléontologie ne peut pas nous amener à une conception très nette de cette gradation progressive parce que l'histoire paléontologique des Invertébrés est trop ancienne, appartenant à des couches métamorphosées, antérieures aux couches fossilifères du Cambrien, il n'en est pas de même pour les Vertébrés, car si nous ignorons leur origine exacte qui remonte au Précambrien, nous connaissons toutefois la plus grande partie de leur évolution.

Tableau synoptique de l'évolution des Vertébrés (VANDEL) :

Groupes	Date d'apparition	Date d'épanouissement
Agnathostomes : Ostracodermes	Silurien inférieur	Silurien supérieur. - Dévonien inférieur
Gnathostomes : Placodermes	Silurien supérieur	Dévonien
Sélaciens	Silurien supérieur	Carbonifère
Tétrapodes : Stégocéphales	Dévonien supérieur	Carbonifère - Permien - Trias
Reptiles	Carbonifère	Secondaire
Mammifères	Trias supérieur	Fin Crétacé - Tertiaire
Anthropomorphes	Eocène	Miocène
Hominidés	Quaternaire	Quaternaire - Actuel

Ainsi, nous avons la preuve paléontologique de la gradation progressive, de l'évolution des organisations suivant un ordre hiérarchisé. *La hiérarchie des organismes, qui va du simple au complexe, est un fait. C'est dans ce fait simple que se trouve l'un des fondements essentiels de l'Evolution.*

b) *Arguments anatomiques :* On admet une organisation hiérarchisée et, seule, la hiérarchie des organes nous permet de comprendre la structure d'un appareil en faisant appel à la structure d'un appareil plus primitif et plus simple. C'est ainsi que l'on ne peut rien comprendre de la structure d'un appareil quelconque si l'on ne suit pas sa genèse dans des groupes antérieurs, plus primitifs et plus simples. Nous ne pouvons pas comprendre une organisation supérieure si nous ne faisons pas appel à une organisation inferieure qui la précède. Le règne animal se présente comme une série de stades d'organisations de plus en plus complexes. C'est ainsi que les *Reptiles* nous permettent de comprendre la genèse des *Mammifères.*

c) *Arguments embryologiques :* Très souvent on observe dans le développement individuel d'un organisme, des stades qui rappellent ceux des ancêtres de cet organisme. — *C'est la répétition de la phylogénie par l'ontogénie.* On a remarqué depuis longtemps que les stades transitoires que traversent les organes dans le développement de l'individu ont souvent une ressemblance frappante avec les états permanents des mêmes organes chez d'autres espèces alliées; c'est Kielmeyer (1793) qui, frappé par l'analogie d'un têtard de Grenouille avec un Poisson adulte, a parlé l'un des premiers de cette récapitulation; Meckel (1806) et Serres (1824), généralisant d'une façon excessive, vont jusqu'à dire que l'embryogénie de l'Homme reproduit d'une manière transitoire et passagère, l'organisation fixe et permanente des êtres qui occupent les divers degrés de l'échelle animale.

Exemples : 1) L'*Homme* a eu des ancêtres munis d'une notocorde, de fentes branchiales (par conséquent de branchies fonctionnelles), d'un cœur à deux loges, etc., ancêtres qui, sans doute, ont été pisciformes. La lignée a passé par un stade aquatique.

2) Le *Têtard* des *Batraciens* est du type *Poisson* d'où dérivent les Batraciens.

3) Les *Mysticètes* ont des embryons de dents comme les *Odontocètes* d'où ils dérivent.

4) Les *Nudibranches* sont des Gastropodes nus qui ont perdu leur coquille; or, leur larve véligère possède une coquille comme celle de tout autre Mollusque.

5) La *Comatule* de nos côtes est un Echinoderme dépourvu de pédoncule; or, sa larve présente un pédoncule qui rappelle les *Crinoïdes* normales à l'origine de la lignée des *Comatules.*

Les formes les plus complexes ont passé, au cours de leur développement individuel, par des stades qui sont ceux des ancêtres de la lignée.

Ces faits établissent, de façon indiscutable, la gradation essentielle de l'organisation animale, gradation qui s'établit dans le temps.

Récemment, De Beer a repris la conception de Serres. Pour cet éminent embryologiste, un caractère morphologique est déterminé par un gène ou facteur interne, mais il n'est réalisé que si ce dernier est sollicité par un facteur externe ; l'ontogénie est, à chaque génération, une re-création ; nous héritons des possibilités mais qui vont se réaliser plus ou moins : il y aura des *présences* ou répétitions embryonnaires, et des *absences*, des *modifications* et enfin des *néoformations* dont l'origine échappe, alors que cette origine était expliquée avec facilité par le Lamarckisme, que les mutationnistes la rapportaient à un hasard inopiné, que Vialleton concevait les néoformations comme étant soumises à des lois générales qui n'ont rien de biologique.

Dans le mécanisme de l'évolution, le rôle majeur serait tenu par l'*hétérochronie* opposée à l'*homochronie* qu'implique la *loi de récapitulation* : en effet, d'après cette dernière les caractères ancestraux devaient marcher les uns derrière les autres durant l'ontogenèse des descendants ; mais il en est souvent autrement et l'hétérochronie serait le processus qui, justement, rendrait cet ordre désordonné.

Et de Beer d'énoncer les huit modalités de l'hétérochronie :

1) Un caractère qui était, chez l'ancêtre, exclusivement coenogénétique (embryonnaire) peut, chez le descendant, apparaître plus tard, donc devenir larvaire ou même adulte ; on peut ainsi imaginer entre ancêtre et descendants une longue *évolution clandestine* avant qu'elle n'aboutisse, plus ou moins brusquement, à des manifestations visibles chez l'adulte ; c'est ainsi que les hiatus de notre Systématique pourraient s'expliquer sans que l'on soit obligé d'invoquer l'absence de documents paléontologiques ; l'extrême rareté des termes de passage entre deux types d'organisation en plateau, vient à l'appui de cette thèse ;

2) Un caractère embryonnaire peut d'abord se « répéter » durant quelques stades de l'ontogenèse, puis être *modifié* pour une cause inconnue et *dévié* de sa destinée ancienne ; exemple : les arcs branchiaux ;

3) Le phénomène de *néoténie* va nous apparaître sous un jour nouveau : chez l'Axolotl, c'est une accélération de la maturité sexuelle, donc de l'état adulte, mais le même résultat sera acquis par un retard du développement somatique ; exemple de l'Homme, « fœtalisé » suivant le mot de Bolk ; la néoténie va permettre à un caractère fœtal de persister chez l'adulte, et, gardant sa plasticité structurale, sera susceptible d'évolution ultérieure ;

4) Dans la déviation ontogénétique, lorsqu'un caractère nouveau se substitue à un ancien plus précoce, ce dernier devient vestigial ou disparaît ; exemples : les membres de l'Orvet, les fentes branchiales des Mammifères ;

5) Dans la néoténie, l'ontogenèse se trouvant arrêtée prématurément, les caractères tardifs deviennent là aussi vestigiaux ou n'apparaissent plus ;

6) Plus un caractère apparaît tardivement, plus les modifications morphologiques qu'il entraîne sont légères ; c'est ainsi que tardives sont les variations qui distinguent les races et les individus ;

7) Si le terme du développement sexuel est retardé, celui du développement somatique ou corporel l'est aussi ; alors de nouveaux caractères pourront se surajouter tardivement à ceux hérités : d'où *hypermorphose ;*

8) Enfin, des caractères peuvent génétiquement être *accélérés*, c'est-à-dire apparaître plus précocement chez le descendant ; ils peuvent même passer du stade adulte au stade fœtal : exemple des molaires du fœtus de Dugong, qui ont des surfaces abrasées avant toute action mécanique.

Ces modalités d'*hétérochronie* agissent différemment : en général, les caractères nouveaux *précoces* ou les modifications *précoces* des caractères anciens jouent un grand rôle, tandis que ceux ou celles qui sont *tardifs* ont des conséquences moins importantes : dans le premier cas, une espèce retrouve sa plasticité et par suite un grand potentiel évolutif, elle *se rajeunit ;* dans le second cas, elle perfectionne ses acquisitions, mais se spécialise, devient plus puissante dans son champ d'activité, mais moins adaptative à de nouvelles ambiances, elle *vieillit.*

Si nous observons une gradation régulière dans l'organisation, ce serait une erreur que de s'imaginer le monde organique comme un ensemble régulièrement étagé. On doit se le représenter comme étant, dans la réalité, un ensemble extrêmement touffu dont l'immense majorité des lignées n'aboutissent pas mais se terminent en culs-de-sac et dont plusieurs ont même disparu.

C'est par l'étude des évolutions qui n'ont pas abouti que nous comprendrons, par contraste, l'*évolution progressive.*

La Systématique s'est beaucoup perfectionnée ces dernières années et des groupes qui étaient, autrefois, considérés comme étant homogènes, sont, à l'heure actuelle, considérés comme présentant des faisceaux de lignées parallèles, lignées qui évoluent de façon parallèle, mais qui diffèrent par certains caractères. Il est permis de penser que ces lignées ont eu une origine commune mais qu'à un moment donné, par mutation par exemple, elles ont acquis des caractères particuliers, sans, toutefois, que le potentiel génétique ne soit considérablement modifié.

Exemples :

1) Dans l'évolution des lignées des *Stégocéphales*, on est frappé par l'évolution remarquable du crâne qui, de lourd, massif, devient léger, gracile, s'affine, tend vers le type « *anoure* ». Ce fait s'observe dans la lignée qui a donné les *Anoures*, mais aussi dans beaucoup d'autres lignées qui ont disparu.

2) On assiste dans les *Lézards* à la régression et à la disparition des pattes. Or ce phénomène se rencontre dans une quinzaine au moins de lignées dont une seule a réussi aboutissant aux Lézards actuels.

3) Dans les *Ongulés*, l'évolution de la patte du Cheval s'est produite de la même façon chez les *Notongulés fossiles* qui ont évolué en Amérique du Sud.

4) Dans les *Primates*, on assiste à la tendance vers le type hominien. C'est ainsi que les *Tarsiers* ont un cerveau remarquablement développé et un placenta de type hœmochorial annonçant le placenta humain. — La lignée d'*Australopithecus* rappelle singulièrement celle des *Hominidés*, mais s'est éteinte sans aboutir.

Ces faits nous montrent que la plupart des lignées n'aboutissent pas, se terminent en culs-de-sac; une seule lignée continue son chemin.

Alors qu'au niveau de l'*espèce*, nous assistions à des évolutions s'effectuant dans des sens très divers, à des paliers plus élevés nous assistons à des évolutions dirigées, des *orthogenèses*.

L'orthogenèse progressive voit trois voies s'ouvrir devant elle : elle peut s'arrêter, elle peut devenir régressive, ou bien elle peut se continuer jusqu'à l'absurde, le nuisible même et donner ce que l'on appelle des *hypermorphies* ou *hypertélies* (par opposition à l'*eutélie* ou *eumorphie* du type bien équilibré) : par exemple, les défenses recourbées du Mammouth; les bois excessifs de poids, de ramification et d'envergure de divers Cervidés; les canines en sabre des Félins du rameau des *Machairodus*, etc...

Les études paléontologiques ont mis en évidence des règles empiriques du plus grand intérêt, au sujet des évolutions de groupes : toutes les grandes familles de Carnivores, d'Ongulés, de Quadrumanes, que nous connaissons en détail, commencent par de *petites espèces* que l'on qualifie de *non spécialisées* ou *universelles* (*loi de Cope*), parce qu'on les suppose d'exigences peu précises, pouvant supporter toutes sortes de changements du monde extérieur; l'ancêtre commun des Mammifères, par exemple, était sans doute un petit animal terrestre, omnivore, plantigrade, capable de vivre dans toutes sortes de milieux. De telles formes initiales sont dites aussi *synthétiques*, parce qu'il est facile, par des croissances ou des régressions simples, d'en faire dériver les groupes spécialisés, aux adaptations précises.

Au cours de l'évolution de la lignée, la taille s'accroît et dans certains cas on aboutit à des formes gigantesques. Une forme géante est le signe révélateur de l'extinction de la lignée à brève échéance. — Il est vraisemblable que cette modification de la taille est en rapport avec les modifications des glandes à sécrétion interne à hormones de croissance : hypophyse et thyroïde.

L'hypertélie que nous avons mentionnée ci-dessus est le fait d'une évolution qui a conduit à un organe pleinement adapté, mais qui a poursuivi sa marche et dépassé son but, amenant la formation d'organes inadaptés et nuisibles. Ce développement

d'ornements extravagants semble précéder de peu l'extinction des espèces hypertéliques; en fait, ce sont les formes simples, peu compliquées, de dimensions modestes, qui persistent de préférence aux géantes.

Les adaptations les plus parfaites sont des signes de sénescence. Parfois les spécialisations accentuées constituent pour ainsi dire des voies en cæcum au point de vue évolutif, c'est-à-dire que les groupes qui les présentent ne peuvent plus sortir du milieu auquel ils sont adaptés; ils peuvent se différencier, se perfectionner, mais sans franchir les limites du groupe : Exemples : les Cétacés et Siréniens issus de Mammifères terrestres; la Chauve-souris; la Taupe.

D'où il y a opposition entre l'évolution adaptative et l'évolution progressive : les formes bien adaptées, bien spécialisées, sont des formes de fin de lignée, près de l'extinction, qui n'évolueront plus.

L'évolution progressive se fait, elle, toujours à partir de formes généralisées.

Lorsque la spécialisation correspond à l'occupation d'une immense place vide, elle produit un nouveau type synthétique, point de départ d'une évolution nouvelle : c'est ainsi que les *Amphibiens*, issus au Dévonien des ancêtres des Poissons Crossoptérygiens et Dipneustes actuels, et par conséquent spécialisés par rapport à ceux-ci, ont été la souche des innombrables Vertébrés qui ont peuplé la terre ferme; la nageoire a donné le pied à doigts, révolution organique d'importance capitale, en même temps que s'établissaient définitivement le régime respiratoire aérien et une circulation adéquate.

Nous avons dit tout à l'heure que la régression était une des voies ouvertes devant l'orthogenèse progressive Les évolutions régressives peuvent se manifester :

Soit *sur certains organes :* Exemples : régression des membres chez les Vertébrés; régression des ailes chez les Oiseaux — Ratites; régression des ailes chez les Insectes.

Soit *sur tout l'animal*, et on aboutit au *nanisme :* Exemples : les *Chélicérates;* ils commencent par des formes relativement de grande taille (Scorpion, Limule) et chez les formes spécialisées on aboutit à des formes de petite taille (Chernètes, Palpigrades).

Les *Acariens* (Trombidium).

Ce nanisme s'accompagne d'une régression et d'une simplification de tous les organes.

Chez les Vertébrés, nous citerons les *Paresseux*. Ces animaux sont engagés dans une voie régressive et leurs mouvements très lents sont corrélatifs de toute une anatomie et de toute une physiologie qui leur sont propres. Tout le métabolisme de ces animaux est très bas.

Enfin, nous citerons le cas des *animaux parasites*, chez qui le mode de vie particulier entraîne une dégénérescence des organes.

Nous résumerons sous forme d'une loi : « *loi de l'irréversibilité des organes* » (Dollo - 1893) : *Lorsqu'un organe a évolué dans un sens régressif, il lui est impossible d'évoluer dans une voie inverse.* Ce qui est perdu ne peut être récupéré.

Lorsqu'un organe analogue réapparaît, il se présente de façon tout à fait différente : Exemple : Les *Doris* (Nudibranches) présentent autour de l'anus une couronne de branchies qui n'ont rien à voir avec les branchies primitives qui ont disparu dans la lignée.

Les évolutions qui conduisent soit à des adaptations, des spécialisations, soit à des régressions, sont toujours des évolutions qui aboutissent à des cœcums évolutifs, des impasses. C'est là le devenir de preque toutes les lignées. Exceptionnellement des lignées arrivent à franchir le cap dangereux de la spécialisation et donnent des *lignées progressives.*

L'évolution progressive :

Alors que les évolutions examinées jusqu'ici sont des modifications adaptatives qui ne touchent pas à la structure fondamentale, avec les *évolutions progressives*, la structure fondamentale est modifiée, nous passons à un *type d'organisation nouveau.*

Lorsqu'on étudie un groupe animal déterminé (Vertébrés, Arthropodes) on remarque que l'histoire évolutive se reproduit d'une façon semblable dans chaque groupe. Cette histoire se décompose en plusieurs phases :

1. — *Phase de préparation :* le groupe apparaît; le type d'organisation s'affine; la structure se constitue. Cette période peut être assez longue. C'est ainsi que les *Mammifères* n'ont qu'un rôle secondaire au Trias et n'acquièrent leur développement complet qu'au Crétacé et au début du Tertiaire.

2. — *Phase d'épanouissement :* le groupe s'épanouit brusquement et se résout en un nombre de lignées plus ou moins considérable. A ce moment apparaissent les modifications adaptatives, mais le type fondamental reste le même. C'est l'évolution adaptative et diversifiante. Le groupe occupe toutes les places libres et chasse les autres groupes déjà existants. C'est ainsi que les *Reptiles* essentiellement *terrestres* ont envoyé des types peupler les milieux aquatique (Ichtyosauriens et Sauroptérygiens) et aérien (Ptérosauriens) à la période secondaire.

C'est le phénomène de *rayonnement* ou *d'expansion adaptative :* le groupe peuple tous les milieux avec les adaptations les plus variées. Ceci se produit à tous les niveaux de la Systématique : classes, sous-classes, ordres... Ces phénomènes d'adaptation ont donné naissance aux phénomènes de *convergence.* Le groupe atteint son apogée : il est à son maximum de population et de différenciation.

3. — *Phase de décadence :* Par suite de ces évolutions adaptatives qui sont essentiellement spécialisatrices, il se produit inéluctablement une *sénescence de la lignée,* contre-partie obligée

de la période précédente. Cette décadence peut se traduire de différentes façons :

Premier cas : *Disparition totale;* c'est ainsi que de nombreux groupes fossiles ont entièrement disparu.

Des groupes ont disparu à la période protohistorique, d'autres ont subsisté jusqu'à une époque historique récente. Exemples : *Archæornis* et les *Lémuriens géants* de Madagascar; *Edentés géants* de l'Amérique du Sud.

Certains groupes sont en voie d'extinction : Eléphants, Rhinocéros, Girafes, Baleines, Anthropomorphes.

Second cas : *Certaines lignées se stabilisent* et peuvent persister très longtemps sans changer. C'est ainsi qu'en ne prenant nos exemples que parmi les Vertébrés nous citerons : *Latimeria*, représentant actuel d'un grand groupe apparu à la fin du Primaire : les *Crossoptérygiens*, qui se réduisent considérablement au Secondaire.

L'Hatteria, reptile rhynchocéphale qui n'aurait presque pas changé depuis le Jurassique.

Ces animaux sont de véritables *fossiles vivants*, des formes reliques.

L'évolution est un *phénomène périodique*, ce n'est pas un phénomène continu. Une fois la *crise évolutive* passée, l'évolution cesse. Si l'animal n'est pas trop spécialisé, il se maintient sans se modifier pendant des périodes géologiques considérables.

L'évolution n'est qu'un phénomène temporaire : elle opère par *crises*.

Certains groupes, la crise évolutive passée, continuent d'évoluer, mais il ne s'agit que de *variations de détails infimes* qui aboutissent à la création d'espèces et sous-espèces différentes; le type fondamental, lui, ne change pas. C'est la *micro-évolution*.

Exemples : Insectes, Mollusques. A l'intérieur du phylum des Vertébrés : les Poissons (Téléostéens), les Oiseaux (Passereaux).

Dès la période de sénescence, nous voyons un groupe en plein essor qui vient relayer un groupe sur le déclin. C'est la *période de relaiement*.

C'est ainsi que les Reptiles ont relayé les Stégocéphales, les Mammifères ont relayé les Reptiles, les Euthériens ont relayé les Marsupiaux, les Anthropomorphes ont relayé les Simiens, les Hominidés ont relayé les Anthropomorphes.

Cette *loi des relais* est un phénomène fondamental que nous a appris l'étude de l'évolution des Vertébrés, en particulier.

Naissance d'un nouveau type d'organisation :

On a accoutumé de représenter les différentes lignées sous la forme idéale d'une arborescence dont les rameaux évoluent dans des sens divers et présentent des divisions dichotomiques. Il n'est pas douteux que cette dichotomie correspond bien à quelque chose : il suffit d'avoir fait des déterminations de plantes ou d'animaux pour s'en rendre compte.

Or, ce que l'on pourrait reprocher à l'arborescence, à l'arbre généalogique, c'est que le tronc commun schématiserait le fait d'une descendance génétique reliant de façon directe individu à individu, alors que la vie revêt plutôt, au cours de son développement, les apparences buissonnantes. Dès l'origine, c'est une coexistence qui se révèle, sans que les tiges discernables viennent rejoindre d'ordinaire un tronc commun. On a plutôt l'image d'un buisson que d'un arbre. De même, le long des temps, si l'on essaie de suivre les principaux types de formes aussi loin que possible, on ne voit que des évolutions parallèles ou des substitutions dans la prédominance. Les ensembles qui nous paraissaient autrefois homogènes, se présentent maintenant à nous qui les connaissons mieux depuis que nos connaissances paléontologiques s'approfondissent, comme des faisceaux de tiges parallèles étroitement serrés les uns contre les autres

Cette constatation vaut à tous les degrés de la hiérarchie systématique : classes, ordres, familles, genres, voire espèces (Homo sapiens). Chaque lignée évolue dans un sens déterminé (orthogenèse d'Eimer), et les différentes lignées évoluent parallèlement les unes aux autres. C'est ainsi que la plupart des lignées de Stégocéphales tendent vers le type Anoure ; de très nombreuses lignées de Lézards deviennent apodes et prennent des caractères de Serpents ; l'évolution des Anthropomorphes se fait dans le sens d'une approche de plus en plus serrée du type hominien, etc.

Pour celui qui voit dans l'évolution le développement de tendances propres à l'organisme, ce fait des lignées à évolution parallèle paraît très naturel. Les différentes lignées résultent de l'éclatement, au début de la crise évolutive, d'une souche unique en d'innombrables gerbes. Toutes ont donc le même patrimoine évolutif ; leur histoire évolutive doit être semblable ou au moins parallèle. C'est dire que les différentes lignées passent successivement par des stades d'organisation semblables. Toute notre classification se fonde sur les stades d'organisation, seuls critères pratiques de classification ; mais chaque stade est représenté par de nombreuses lignées évoluant parallèlement et de façon indépendante.

Mais le point crucial de l'Evolution est marqué par les minces tiges qui permettent de passer d'un palier au suivant, du plateau inférieur au plateau supérieur. Ces passages sont rares. Ils exigent une extrême tension de la poussée évolutive, une concentration d'effort qui ne se produit que de loin en loin. Les réussites vraiment progressives sont en nombre infime en rapport des innombrables échecs qui ont abouti aux lignées sans issue, et des plus nombreuses tentatives encore qui ont avorté dès l'œuf et que nous ne connaîtrons jamais. Et cependant, depuis les centaines de millions d'années que la vie dure sur la terre, jamais le chaînon nécessaire n'a manqué d'apparaître à l'heure voulue : phénomène invraisemblable si l'Evolution n'était qu'une suite de hasards et d'accidents.

Ces termes de passage sont le plus souvent mal connus : ce qui ne doit pas nous étonner lorsqu'on compare la maigreur des

pédicules d'articulation, à l'épanouissement formidable des groupes atteints par la crise évolutive (Voir fig. 3).

Si l'on songe que déjà les fossiles sont en nombre minime en regard de ce qui a existé dans la réalité, on concevra avec facilité que les formes rares n'ont presqu'aucune chance d'être conservées dans les couches fossilifères parce que, précisément, en trop petit nombre. On ne retrouve très généralement que les groupes au moment de leur épanouissement, parce que les représentants sont très nombreux à cette phase de crise évolutive ; on n'a que très peu de chances de retrouver les types intermédiaires, de préparation, qui sont en nombre infime. On connaît cependant : les *Choanates* (Crossoptérygiens et Dipneustes) qui prophétisent le passage de la vie aquatique — Poissons — à la vie terrestre — Batraciens — ; les *Ichtyostechiidés* avec le G. *Ichtyostechia*, Stégocéphales du Dévonien supérieur, seuls Vertébrés terrestres où il persiste un opercule qui n'a sa signification que chez des animaux aquatiques ; les *Théromorphes* qui établissent le passage des Reptiles aux Mammifères ; *Archæopteryx* qui est une forme intermédiaire entre les Reptiles de la lignée sauropsidienne et les Oiseaux ; les *Pantothériens* — Symmetrodontia et Pantotheria — formes du Jurassique qui établissent le type Mammifère actuel, etc...

Ces phénomènes nous amènent à généraliser *la loi de* Dollo, *de l'irréversibilité des organes* (1893) et à l'étendre à l'histoire évolutive d'un groupement animal ou végétal. *La crise évolutive* qui fait entrer un groupe en fermentation *ne se produit qu'une fois au cours de son histoire*. La crise évolutive a saisi les Batraciens à la fin du Primaire, les Reptiles au début du Secondaire ; leur histoire évolutive est maintenant pratiquement achevée. Nous pouvons affirmer qu'aucune crise évolutive ne les secouera plus désormais. La crise évolutive ne peut atteindre que les derniers-venus du monde organique. *L'Homme est, à l'heure actuelle, la seule forme vivante susceptible d'une évolution progressive.*

Cette *loi de* Dollo passée du plan de l'organogenèse à celui de la phylogenèse : *l'évolution d'une lignée dans un certain sens est irréversible*, est capitale, en ce sens qu'elle nous révèle la notion du *temps biologique*.

Le temps biologique n'est pas le temps physique, au bout duquel un phénomène peut être reproduit identique à lui-même, durée homogène dont la mesure n'est que le découpage, et qui semble essentiellement réversible — nous devons cependant remarquer que la radioactivité a fait quelque entorse à cette idée un peu simpliste du temps physique.

Mais *le temps biologique* est tout autre chose. Qu'il s'agisse de l'évolution individuelle ou de l'évolution des espèces, le temps biologique est, par essence, *irréversible*. L'organisme d'un individu n'est jamais le même, il évolue sans cesse ; à une échelle plus vaste, dans l'organisation générale, ce qui est passé ne reviendra pas. Nous avons l'idée d'un temps qui crée du nouveau, d'un temps générateur d'évènements toujours neufs et

uniques, mais qui ne reproduit jamais, ou reproduit des similitudes, jamais des identités. C'est ainsi que jamais nous ne reverrons d'époque carbonifère, pas plus que nous ne repasserons par les stades de notre enfance.

Ceci implique qu'une lignée nouvelle doit commencer sous forme d'animaux peu différenciés, peu spécialisés, généralement de petite taille, ne présentant aucun caractère particulier mais des caractères généralisés, à partir de ces types dits « *synthétiques* » se différencient les différentes lignées. Il est très difficile de définir ces types généralisés, origine des grands groupes des formes animales; exemple : *Phenacodus* que l'on peut aussi bien placer à la base des Ongulés, comme à celle des Carnivores.

Chaque souche représenterait ainsi un schéma de catégorie. Or, suivant un mot de Koken que Vialleton aime à répéter, la terre, à nulle époque ne fut « peuplée de schémas » : Ceux-ci n'exprimeraient donc rien autre chose que des lois idéales d'organisation, non point jamais la structure d'animaux ayant vécu. Et

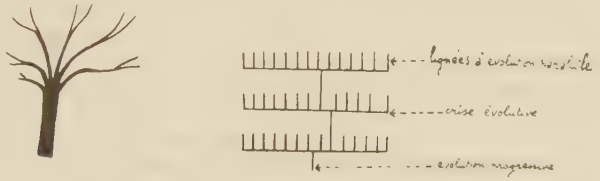


Fig 3 . Arbre généalogique - - les organismes en plateaux successifs -

Vialleton est amené à conclure (Les arbres généalogiques et leur signification 1926) qu'en définitive, les arbres généalogiques ne sont guère que des symboles de théories, nullement des résumés d'histoire.

Mais, dans la réalité, ces « schémas » ont existé et nous en avons des exemples.

On n'imaginerait pas un Mammifère dérivant d'un Dinosaurien, Reptile spécialisé; la lignée mammalienne doit remonter à un temps où les Reptiles étaient encore indifférenciés. Ainsi, l'origine des groupes remonte à des périodes très antérieures à celles de leur épanouissement.

C'est ce qui explique que plus nos documents sont nombreux, plus nous trouvons que l'origine du groupe est ancienne, plus haut nous faisons remonter cette origine. La loi des spécialisations nous l'explique.

La rareté des pédicules d'articulation dont nous avons parlé plus haut, ne nous a pas permis de connaître encore de façon précise les modalités évolutives qui nous intéressent le plus, c'est-à-dire celles de l'évolution progressive. Il est permis de penser que, dans certains cas, tout au moins, au point d'insertion du pédicule, un phénomène de *rajeunissement évolutif a eu lieu*, qui régénère les capacités évolutives de la lignée destinée à progresser. Ce qui semble le prouver, c'est l'association

fréquente d'une nouvelle lignée évolutive et d'un phénomène de *néoténie*, créant de véritables conditions de jeunesse. Les caractères infantiles de l'adulte deviennent les caractères adultes des descendants et les caractères de jeunesse des descendants leur permettent d'éviter la spécialisation des ancêtres. Le fait a été mis en évidence pour les *Ammonites* par Pavlov (1901) et Mazenot (1940), pour les *Végétaux* par Gaussen (1937), pour les *Animaux* par De Beer (1929), pour *l'Homme* par Bolk (1926). C'est ainsi qu'il y a un phénomène de *pædomorphose* à l'origine de la lignée hominienne; les Insectes ont dû naître d'Arthropodes multisegmentés par ce même phénomène.

Nous connaissons mal les processus qui ont conduit des Invertébrés aux Vertébrés. Mais *l'Amphioxus*, le Procordé le plus proche des Vertébrés — et le *Balanoglossus* — sont caractérisés par un grand nombre de segments et de fentes branchiales; leur nombre se réduit considérablement chez les Vertébrés. Peut-être s'agit-il là d'un phénomène de *néoténie?*

La néoténie serait le processus qui pallierait à la trop grande spécialisation de l'adulte et permettrait le point de départ d'une nouvelle lignée évolutive à partir d'une souche rajeunie et dédifférenciée.

Mais quelle est la signification profonde de l'Evolution progressive?

L'évolution progressive n'est pas nécessairement une complication, ni une adaptation de plus en plus parfaite. L'évolution ne peut pas se produire dans tous les sens à la fois.

D'abord, l'évolution a-t-elle un sens, suit-elle une direction déterminée? Beaucoup l'ont nié. C'est ainsi que Bergson a pu écrire dans son *Evolution créatrice*, que la vie crée pour créer; pour lui, ce qu'il y a dans la nature, c'est une finalité sans fin.

La question trouve sa réponse à la fois immédiate et lumineuse, dès que l'on établit la distinction entre l'évolution progressive, celle qui conduit d'un palier à un palier supérieur, et les évolutions diversifiante, adaptative ou régressive; mais ces lignes d'évolution sont, nous l'avons dit, sans issue. Ce ne sont point elles qui marquent la direction générale suivie par l'Evolution; cette direction, c'est *l'évolution progressive* qui nous la révèle.

La tendance fondamentale de l'évolution, qui s'accentue au fur et à mesure qu'elle crée des types d'organisation plus élevés, c'est la *libération de l'organisme vis-à-vis le milieu extérieur.*

Cette libération peut être obtenue par des moyens variés : *l'homéothermie* en est un, ce mécanisme régulateur qui, trois fois au moins, est apparu chez les Vertébrés — Ptérodactyles, Oiseaux, Mammifères — libère l'organisme des changements saisonniers; il supprime l'hibernation, rend continue une vie qui, chez les animaux non régulateurs, ne dure que quelques semaines ou quelques mois, chaque année. Mais le *développement du psychisme* est la vraie méthode qui permet à l'organisme de se libérer des contingences extérieures. Dans tous les grands phylums, cette évolution vers un psychisme supérieur, liée à un

système nerveux plus volumineux et plus complexe, s'est marquée avec constance. C'est ainsi que les *Arthropodes* commencent par des formes telles que les *Péripates* dont le psychisme ne doit guère dépasser celui des *Vers;* ils se terminent par les *Insectes sociaux* aux facultés psychiques remarquables, bien que limitées par l'automatisme de l'instinct; que le psychisme des *Mollusques primitifs* — Gastropodes et Lamellibranches. — est bien rudimentaire; il devient, chez les *Céphalopodes*, du même ordre que celui des *Vertébrés inférieurs* — Poissons inférieurs.

Le développement progressif du cerveau et l'épanouissement du psychisme, dans la série des Vertébrés, sont trop connus pour qu'il soit nécessaire d'y insister ici.

La libération que crée le psychisme se fait, non seulement par *voie positive* en lui donnant les moyens d'une utilisation plus profitable et plus efficiente du milieu extérieur qui le libère de l'obsession constante de la faim et de la peur, en permettant à l'organisme de résoudre les problèmes de la vie, mais encore par *voie négative.* Les réactions des organismes inférieurs aux excitations du monde extérieur sont si impérieuses qu'on a voulu y voir de purs mécanismes — des tropismes. Le rôle du système nerveux central est de s'opposer à ces réactions automatiques : le pallium exerce une action inhibitrice sur les centres sous-corticaux; il exerce son contrôle sur les mécanismes « tout montés »; l'ablation des hémisphères entraine des débordements émotionnels désordonnés. Le cerveau détermine une inhibition très nette sur les réflexes médullaires.

Le rôle libérateur du psychisme nous apparaît clairement. *L'Evolution se révèle ainsi à nous comme une tendance à libérer l'organisme par le développement de la pensée.* Par le *pouvoir d'imagination*, la pensée de l'Homme va jusqu'au détachement du temps présent et par la *représentation objective, intellectuelle du monde*, l'Homme poussera le détachement jusqu'à se détacher de lui-même.

La pensée humaine n'est donc pas un simple accident, n'est pas due à un caprice de la nature. On ne peut pas suivre J. Rostand lorsqu'il écrit (L'Homme) : « nous sommes incapables de raconter avec précision comment ces accidents se sont entre-déterminés, combinés, ajustés, sommés pour aboutir au singulier objet qui a manifesté à l'univers l'inqualifiable pensée ».

Il suffit d'avoir jeté un coup d'œil sur le monde animal pour retrouver, dans tous les phylums, la tendance à l'acquisition d'un système nerveux plus complexe et d'un psychisme supérieur.

La pensée humaine n'est que l'épanouissement de la tendance profonde de l'évolution animale.

C'est ce qu'a exprimé le Père Teilhard de Chardin : « Est-il suffisant, pour expliquer l'état biologique présent de l'univers, de noter entre le milieu qui nous entoure et les organismes, des relations d'adaptation et de sélection, des phénomènes d'harmonisation mécanique et d'excitation fonctionnelle? Ou bien, ne devons-nous pas transporter jusqu'à un centre psychologique

d'expansion vitale et comprendre comme une poussée positive vers la lumière, le dynamisme véritable de l'évolution ? »

Tout le système métaphysique d'Aristote est là.

Si l'évolution progressive est marquée par un développement plus considérable du système nerveux, inversement l'évolution régressive est marquée par une régression du cerveau et des organes des sens. Exemple : la *Sacculine* entraînée dans une voie régressive par la vie parasitaire.

On est ainsi conduit à concevoir le monde végétal comme une immense lignée régressive. Les *Végétaux* dérivent des *Flagellés;* ils se sont fixés et leur fixation a entraîné une régression totale du système nerveux et n'a laissé qu'une sensibilité de tactisme. Le monde végétal est un immense cœcum évolutif qui n'a pas réussi.

En bref, à travers le dédale des formes vivantes, se dégage la place de l'Homme dans la nature : évolution de l'organique au psychique, du psychisme animal à la pensée humaine; *l'Homme est le terme de l'Evolution* (Vandel).

III. - QUESTION DU MODE D'APPARITION DES HOMINIDES. — La question du mode d'apparition des Hominidés se rapporte à l'origine multiple — *polygénisme*, — unique — *monogénisme*, — ou globale — *ologénisme* — de l'humanité.

Le *Polygénisme* dont Giuseppe Sergi était un des principaux protagonistes, n'a que peu de partisans aujourd'hui. Pour lui, les diverses races humaines devaient venir de différents points de l'horizon, c'est-à-dire devaient descendre d'êtres de nature différente, qui auraient convergé vers la future humanité. Le détail de l'anatomie profonde, ainsi que le fait du métissage possible et fécond de toutes les races humaines, rendent cette thèse invraisemblable.

Par opposition au polygénisme, le *Monogénisme* où se rejoignent Haeckel d'Iéna et Cuénot de Nancy, soutient la descendance, hors série pourrait-on dire, de l'humanité à partir d'un seul être ou d'un couple d'êtres qui auraient acquis des caractères spéciaux. Les difficultés qui s'opposaient à la vraisemblance de la première théorie sont, ici, levées. Mais au moment où le polygénisme était en défaveur et où le monogénisme croyait triompher, ce dernier a trouvé un concurrent dans *l'Ologénisme*, dérivé directement de l'ologenèse de Daniel Rosa de Modène. Cet auteur conçoit la vie comme apparue sur la terre non pas par l'infusion miraculeuse de vie à *une cellule*, mais à des *milliards d'éléments égaux*, doués du même potentiel et se développant jusqu'à la fin des temps par le jeu de *forces internes* principalement, *l'orthogenèse* — ou développement en ligne droite — étant le processus non pas exceptionnel, mais normal, de l'évolution.

L'ologénisme, représenté principalement par Colosi de Naples, Frassetto de Bologne, Stefanelli de Bari et en France

par G. Montandon, voit l'apparition des premiers Hominidés sous forme *d'une seule espèce*, dérivant par *mutation* d'une espèce antécédente, mais comprenant de *nombreux individus*, répandus sur une vaste surface ayant chance d'avoir correspondu à la plus grande partie de l'ancien monde ; si la plus apparente conséquence de l'ologénisme est *la négation d'un berceau de l'humanité*, l'essentiel de sa doctrine est cependant le principe du développement par *forces internes* — les externes n'apportant qu'un modelage superficiel des types — forces orthogénétiques, postulat primordial qui explique tout.

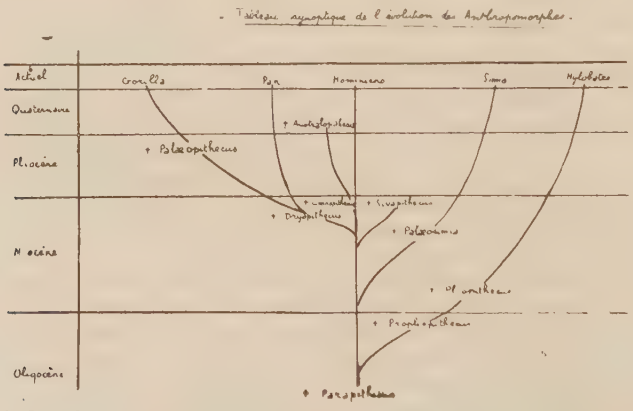
IV. - QUESTION DU RATTACHEMENT DES HOMINIDES AUX PRIMATES. — La question du rattachement des Hominidés aux Primates étudie la hauteur à laquelle, dans l'échelle des niveaux géologiques, la lignée humanoïde prend racine De la situation de ce niveau dépend, en plus d'une détermination chronologique, un problème de morphologie zoologique, car, selon cette situation, le premier ancêtre de l'Homme peut avoir été un prédécesseur, un contemporain ou un successeur des diverses espèces anthropoïdes, éteintes ou encore existantes, avec tout ce que cela comporte de rapports éventuels d'apparentement avec celles-ci.

On distingue là deux écoles principales : la première de ces écoles, qu'on pourrait appeler *école du Quaternaire*, et dont Weinfrt qui a une connaissance profonde des Anthropomorphes, est un des principaux représentants, admet que les premiers Hominidés ont apparu au début de l'ère quaternaire, ou, au plus loin dans le temps, à la limite du Tertiaire et du Quaternaire, soit, il y a environ un million d'années. Ceux qui défendent cette manière de voir sont forts de ce qu'il n'existe aucun document relatif à des Hominidés du Tertiaire, ni document osseux, ni document industriel (les éolithes étant en général considérés comme des produits de la nature) ; mais comme, dans ce cas, le temps disponible, pour la gestation de l'humanité, a été d'une durée limitée, le détachement somatique des Hominidés a dû s'opérer à partir d'un des grands Anthropoïdes de l'époque, d'un ancêtre chimpanzoïde vraisemblablement. La seconde école, que l'on appellera *école du Tertiaire* et dans les rangs de laquelle on compte, entr'autres, Osborn, le senior de la paléontologie américaine, et Weidenreich, le directeur actuel du plus important poste de paléontologie humaine, celui de Pékin, s'oppose à ces conclusions. Les profanes qui ne peuvent pas reconnaître de connexions entre l'Homme et les autres Primates, et tableraient sur la seconde école pour combattre la première, seront frustrés. Car, si la seconde école refuse de faire descendre l'Homme de l'Anthropoïde tel qu'il existait au début du Quaternaire, c'est qu'elle entend faire remonter, parallèlement, les Hominidés ancêtres de l'Homme et les Anthropoïdes, jusqu'à un niveau morphologique commun se situant au

début du Tertiaire, c'est-à-dire quelques millions d'années auparavant (Gregory, de New-York, occupe une position intermédiaire entre les deux écoles, plaidant pour un Tertiaire plus récent).

Cette vue des choses n'est nullement affaire de sentiment, mais repose sur des données morphologiques, dont nous donnerons la suivante comme exemple. On sait que les dents canines de l'Homme ont une forme appointie et qu'il en est de même des Anthropoïdes, chez lesquels cependant ces dents, dépassant de beaucoup le niveau des autres, ont la forme d'un vrai croc; on en avait déduit jusqu'ici, que cette forme appointie chez l'Homme était un résidu héréditaire du croc des Anthropoïdes. Mais voici que les canines du Sinanthrope de Pékin, qui a livré 147 dents décrites, ont une forme rappelant les incisives! Par ailleurs, les dents prémolaires, chez les Anthropoïdes, ont une forme à un seul tubercule rappelant quelque peu la canine, tandis que, chez le Sinanthrope, elles sont molariformes comme chez l'Homme et même encore plus. La seconde école infère de données anatomiques de cet ordre, le Sinanthrope s'avérant, d'autre part, par la somme des caractères, ancêtre de l'Homme (avec plusieurs échelons intermédiaires), que les Anthropoïdes étaient engagés sur une autre voie et ne pouvaient donner naissance à l'Homme. On aurait ainsi deux grandes lignées de Primates supérieurs, l'une formée par les Dryopithèques éteints, ancêtres ou parents des ancêtres des Anthropoïdes actuels, l'autre constituée par le Sinanthrope de Pékin et l'Australopithèque de l'Afrique du Sud (tous deux éteints), lignée conduisant à l'Homme. Mais il reste, pour la seconde école, à prouver l'existence, dans le Tertiaire, du tronc commun aux deux lignées.

Voici comment on conçoit, à l'heure actuelle, *l'histoire des Anthropomorphes* (Voir tableau synoptique):



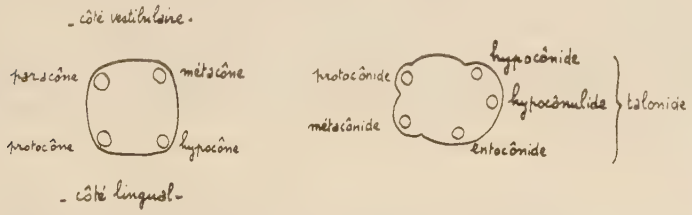
La lignée hominienne est encadrée par des formes qui s'en rapprochent de plus en plus. C'est la structure « *en écailles* » de P. Teilhard de Chardin (1923), composée de couches enveloppantes de plus en plus serrées autour de la lignée hominienne.

Les premiers Anthropomorphes sont connus depuis l'oligocène. Ils font leur épanouissement au miocène; à cette époque ils présentent une grande diversification et colonisent tout l'Ancien Monde. Au pliocène, leur nombre diminue. A l'heure actuelle, les Anthropomorphes ne représentent plus que des reliques d'un groupe qui a atteint son apogée au miocène.

Le genre le plus ancien, *Parapithecus*, est représenté par une espèce retrouvée dans les gisements du Fayoum d'Egypte. C'est une forme de toute petite taille (celle d'un Ouistiti). Sa denture est caractérisée par le fait que la canine est de petite taille, non différenciée en croc; les prémolaires sont très différentes des molaires; ces dernières sont du type « anthropomorphe » c'est-à-dire avec quatre tubercules à la molaire supérieure, cinq tubercules à l'inférieure dont trois portés par le talonide distal. — La dent est allongée dans le sens de la mandibule.

D'où, *Parapithecus* apparaît comme une forme primitive se rattachant au *Tarsier* et aux *Insectivores*. A partir de ce type primitif, synthétique, nous assistons à des évolutions divergentes qui aboutissent aux Anthropomorphes actuels et à des formes que l'on ne retrouve plus à l'heure actuelle.

Les Anthropomorphes qui se rapprochent le plus des Hominidés ne nous sont connus qu'à l'état de fossiles. C'est ainsi que l'on a pu établir récemment la lignée des *Australopithecus* : *A. africanus* (1924), forme du pléistocène; *A. transvaalensis* (1936); *A. robustus* (1938), du quaternaire supérieur; *Limnopithecus*, du miocène, vient d'être découvert récemment, c'est l'ancêtre de la lignée.



- Molaire supérieure d'Anthropomorphe - - Molaire inférieure -

- Fig. 4 -

La capacité crânienne est plus grande, le cerveau plus compliqué que celui des Anthropomorphes actuels. La mandibule est en V comme celle de l'Homme, non plus en U comme celle des Anthropomorphes actuels. La denture est humanoïde. La connaissance de la lignée des *Australopithecus*, nous amène à penser que l'évolution de la dent a dû se faire de façon plus précoce que celle du crâne et du cerveau. — Mais *Australopithecus*

sont des formes du quaternaire, époque à laquelle les Hominidés sont bien développés : donc *Hominidés* et *Australopithecus* ne sont pas sur la même lignée, ce sont deux lignées parallèles. —

M. R. Broom pense que la molaire de l'Homme peut être considérée comme une forme dégénérée et réduite de la molaire de l'Australopithèque, qui dérive elle-même de celle du Dryopithèque. Celles du Gorille et du Chimpanzé ont eu une évolution indépendante à partir d'un stade antérieur à celui du Dryopithèque.

Pour cet auteur, *Australopithecus* revêt l'aspect d'un Chimpanzé à denture humaine; peut-être l'Homme est-il issu d'une forme voisine de l'Australopithèque, par une mutation à grand cerveau.

A en juger par l'analyse dentaire, Ch. Bennejeant suppose que les Hominidés ont dû se séparer des Anthropoïdes au-dessous du Dryopithèque.

D'après F. Weidenreich, il serait illogique de vouloir — comme l'ont fait Osborn, Wood Jones et Adloff — considérer les Anthropoïdes comme des formes trop spécialisées pour avoir donné naissance à l'Homme et faire ainsi remonter l'origine du phylum humain aux Primates inférieurs (Platyrhiniens, voire Tarsiidæ). L'Homme aurait sûrement traversé un stade anthropomorphe. Mais, naturellement, celui-ci n'était absolument identique à aucun des grands Anthropoïdes actuels, de sorte qu'il n'est pas étonnant que l'on rencontre chez le Sinanthrope certaines dispositions déjà très humaines, comme c'est le cas de la configuration de l'articulation temporo-maxillaire et de la forme des dents, à côté d'autres dispositions propres à ce Primate, comme l'énigmatique fente du conduit auditif externe dont Weidenreich ne trouve d'équivalent que chez le Colobe.

En ce qui concerne les rapports du Sinanthrope avec la théorie de la fœtalisation de Bolk, loin de confirmer cette théorie, l'existence du Sinanthrope apporterait contre elle de nouveaux arguments.

V. — QUESTION DE L'APPARENTEMENT DES DOCUMENTS DECOUVERTS. — La question de l'*apparentement des documents découverts* traite de la situation génétique qu'on entend donner, même indépendamment des Dryopithèques et des autres Anthropoïdes, aux documents dont on dispose aujourd'hui. On entre alors dans la discussion de détail relative aux divers Hominidés, ascendants lointains ou immédiats, réels ou collatéraux sans descendance, de l'Homme. C'est une sagacité intuitive tout à leur honneur, qui a fait établir, dès la fin du siècle dernier, à Quatrefages et Hamy dans leur *Crania ethnica*, certaines étapes de la préhumanité, alors qu'ils ne disposaient que d'un nombre dérisoire de pièces, et très fragmentaires, de Préhumains. Aujourd'hui, nous nous promenons dans une forêt de documents. Aussi, les grandes discussions « métaphysiques » se sont-elles éteintes; devant l'amas

des témoignages, ceux-ci ne sont plus mis en doute ; les anciens adversaires d'une préhumanité ne tentent plus de discuter. La lutte se circonscrit donc entre spécialistes, sur la façon d'interpréter les pièces. Ce sont surtout les découvertes sensationnelles de ces dernières années, à Java et à Chou-Kou-Tien près de Pékin, qui nourrissent les discussions les plus vives entre ceux qui en ont les documents en mains. Nous n'en donnerons comme exemple que la récente et étonnante thèse d'Eugène Dubois qui découvrit, en 1891, le fameux *Pithécanthrope*. Alors qu'autrefois Marcellin Boule, à Paris, voyait, seul presque parmi les préhistoriens, un Gibbonidé géant dans le Pithécanthrope, opinion qui n'est plus accréditée et que Boule, lui-même, ne partageait plus ces dernières années, voici que Dubois, comme offensé de sentir son Pithécanthrope serré de si près par d'autres prétendants au premier échelon de l'humanité naissante, le rejette dans les Gibbonidés et fait des Sinanthropes, des Hominiens de Ngandong (Java), et même de celui de la Rhodesia (Afrique du Sud), les prédécesseurs de l'Homme (*Homo sapiens*), excluant d'autre part de nos ancêtres l'*Hominien de Néanderthal* d'Europe. Cette fois-ci, personne ne suivra Dubois, mais le fait que l'on puisse passer impunément, sans qu'on n'en voie plus la limite, de l'animalité à l'humanité, prouve que l'on n'est plus à la recherche du « chaînon manquant », qu'on en a même plus qu'il n'en faut. Cela montre aussi la complexité progressive, le chatoiement des discussions actuelles quant à la somatique préhistorique. Les trouvailles étonnantes de ces dernières années, faites par *von Konigswald en Java* (*Pithecanthropus robustus* 1939, *Meganthropus* 1941) et à *Hong-Kong* (*Gigantanthropus* 1934-39) mettraient à l'origine des *Hominidés* non point des formes de petite taille, conformément aux données de paléontologie générale, mais bien au contraire des formes géantes au crâne massif (F. Weidenreich). Nous verrons dans le Chapitre Ier du Livre V les réflexions que peuvent suggérer ces dernières découvertes.

LIVRE II

Du développement de la bouche et du squelette céphalique chez les Vertébrés

LIVRE II

Du développement de la bouche et du squelette céphalique chez les Vertébrés

I. — DEVELOPPEMENT DE LA BOUCHE CHEZ LES VERTEBRES

Les *Métazoaires tridermiques* se divisent en deux grands phylums : les *Protostomia* chez qui la bouche se développe à partir du blastopore, et les *Deuterostomia* chez qui la bouche est une néoformation. Les *Vertébrés* sont des *Deuterostomia;* chez eux la bouche résulte d'une perforation secondaire de la paroi ventrale du corps.

Dans la région acrogénétique de l'embryon, l'ectoblaste et l'entoblaste s'accolent étroitement et constituent la *membrane pharyngienne* ou *plaque buccale* (Fig 5-10). Elle est rejetée au fond d'un vestibule, le *stomodæum.*

A des stades plus tardifs (Fig. 6), la membrane pharyngienne se résorbe et le tube digestif s'ouvre dans le *stomodæum.* La membrane pharyngienne est séparée du plancher du cerveau antérieur par une bande ectoblastique très courte qui deviendra la première ébauche de la portion pharyngienne de l'hypophyse.

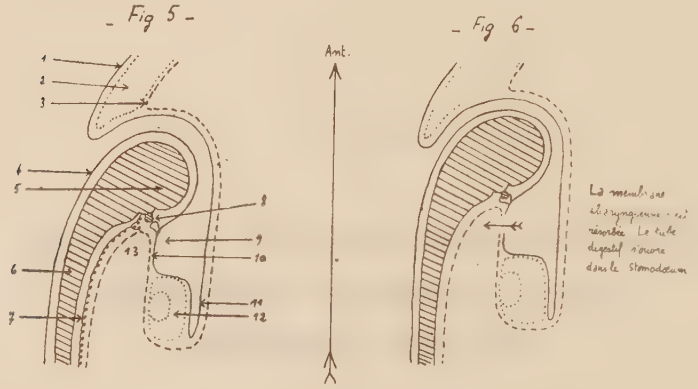
Entre la chorde et la membrane pharyngienne, l'entoblaste préchordal constitue par ses couches superficielles, dans le plan médian, la *plaque commissurale* qui supplée la chorde dans cette région et, latéralement, deux masses cellulaires, extrémités antérieures du mésoblaste, topographiquement préchordales, le *mésoblaste prémandibulaire.*

Tous ces éléments se retrouvent chez tous les Vertébrés, mais avec des variations de détail dans leur développement.

II. — DEVELOPPEMENT DU SQUELETTE CEPHALIQUE CHEZ LES VERTEBRES

Si l'on pratique une coupe transversale de la tête d'un embryon humain de 0,004, on voit dans une enveloppe épiblastique :

dorsalement le tube neural, ventralement le tube intestinal, médianement la notochorde.



- Coupe sagittale de l'extrémité céphalique d'un embryon humain - (Très schématique).

1 - en trait plein : Epiblaste
2 - en pointillé : Mésoblaste délimitant le cœlome.
3 - en tiret : Hypoblaste
4 - Epiblaste dorsal.
5 - Vésicules cérébrales
6 - Tube neural.
7 - Chorde dorsale.
8 - Les deux bourgeons hypophysaires l'un nerveux, l'autre pharyngien
9 - Poche de Rathke
10 - Membrane pharyngienne
11 - Pli épiblastique
12 - Cavité pleuropéricardique.
13 - Poche de Sessel.

Le squelette céphalique va comprendre un soutien pour le tube neural, c'est le *neurocrâne*, et un soutien pour le tube intestinal, c'est le *splanchnocrâne* (Fig. 7 et 8).

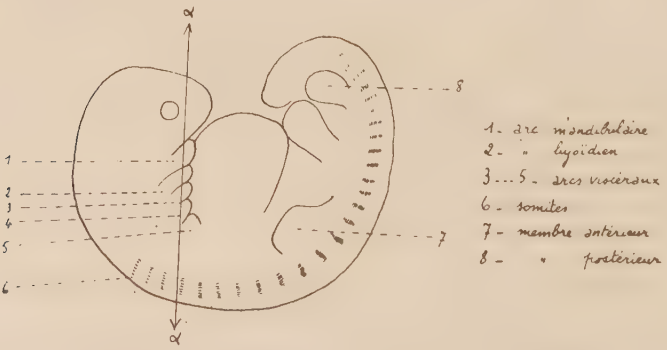


Fig. 7 - Vue latérale droite d'un embryon humain de 0,004 (Vertex - Coccyx). (Rabl,

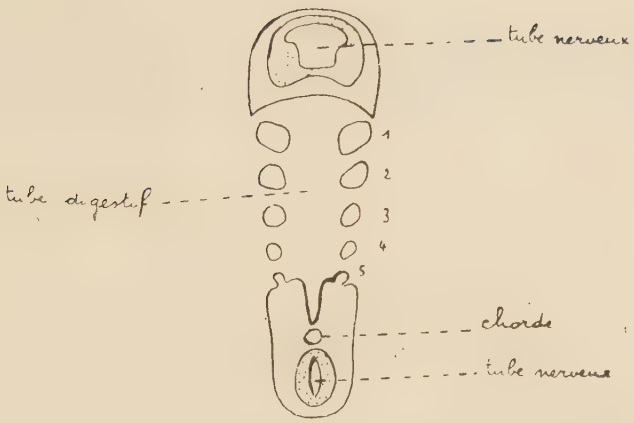


Fig 8 - Coupe α de la fig 7 - Schématique (Pourier)

1. — *Origine du neurocrâne :* Chez tous les Vertébrés, la région céphalique est formée d'une partie antérieure qui montre une segmentation somitique mais pas de métamérisation secondaire de *Remak*, et d'une partie postérieure moins étendue, qui se développe comme le mésenchyme troncal, avec les deux métamérisations.

La partie antérieure du crâne est ontogénétiquement et phylogénétiquement aspondyle : c'est le crâne primitif ou *paléocrâne;* tandis que la partie postérieure est ontogénétiquement et phylogénétiquement spondyle, vertébrale et due à une absorption de somites rachidiens par le crâne : c'est un crâne phylogénétiquement nouveau, un *néocrâne.*

L'extrémité postérieure de la crête ganglionnaire du nerf vague est, chez l'embryon, le repère qui détermine le niveau de séparation du paléo- et du néocrâne. Sur le crâne humain adulte le néocrâne correspond *grosso modo* à la portion de l'occipital située en arrière d'une ligne virtuelle unissant les deux trous déchirés postérieurs et englobant par conséquent les trous condyliens antérieurs qui sont les orifices hypoglossiques (Fig. 9 - A et B).

Chez les Mammifères, quand on suit le développement du mésoblaste céphalique, on observe trois somites occipitaux (les trois derniers, sur le schéma 9 B) ; de tous les somites du corps ce sont les premiers à apparaître. Il y a une myotomisation et une sclérométamérisation occipitales, de caractère normalement vestigial, et tout le mésoblaste occipital se fond en une plaque homogène.

Au niveau du paléocrâne, le mésoblaste ne se métamérise pas. C'est dans une couche mésoblastique, puis mésenchymateuse homogène que va se différencier le neurocrâne.

2. — *Origine du splanchnocrâne* : Le splanchnocrâne est le résultat de la métamérisation de la lame latérale mésoblastique céphalique ; il est représenté par les *arcs viscéraux.*

La portion pharyngienne du tube intestinal se métamérise en émettant une série d'évaginations latérales ou *poches viscérales*

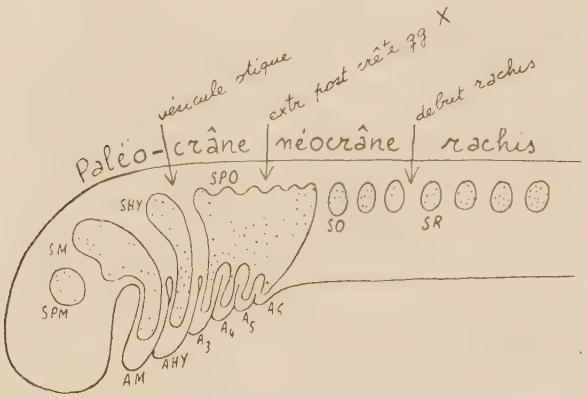


Fig 9 - A : Schéma de la métamérisation somitique céphalique chez les Mammifères. (In Poirier - 1931).

SPM somite prémandibulaire
SM " mandibulaire
AM arc viscéral mandibulaire
SHY somite hyoïdien
AHY arc viscéral hyoïdien
SPO somites postotiques
A_3 : A_6 arcs viscéraux.
SO somites occipitaux
SR " rachidiens

qui existent en nombre variable chez tous les embryons de Vertébrés ; le mésoderme qui recouvre la paroi intestinale va subir de ce fait une métamérisation parallèle et sera découpé en un nombre égal d'*arcs viscéraux* d'orientation semblable, mais qui alternent avec les poches viscérales.

Chez les embryons de Mammifères, on observe quatre à cinq arcs viscéraux. Ainsi une coupe frontale de l'intestin pharyngien humain se lit craniocaudalement de la façon suivante (Fig. 8) :

1er arc viscéral ou *arc mandibulaire*,
1re poche viscérale ou *poche hyomandibulaire*,
2e arc ou *arc hyoïdien*,
2e poche viscérale (1re fente branchiale des Vertébrés inférieurs aquatiques),
3e arc,
3e poche,
...5e arc,
5e poche.

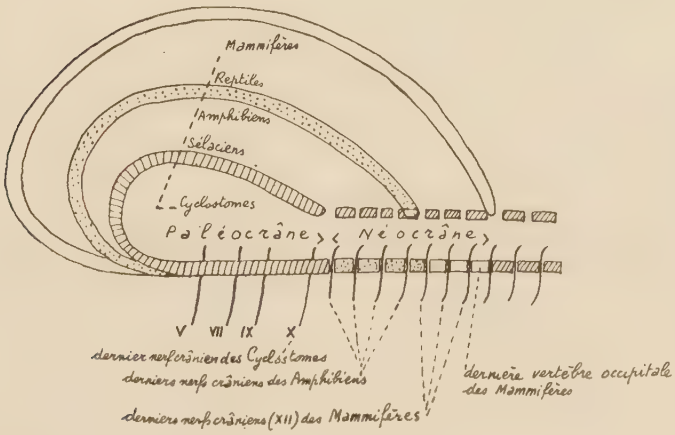


Fig 9 - B : Schéma de l'évolution de la partie postérieure du crâne neural chez les Vertébrés. Occipitalisation progressive des vertèbres rachidiennes. (In Poirier - 1931).

Ontogénétiquement et phylogénétiquement arcs et poches se développent craniocaudalement : le 1er arc est le mieux développé, le dernier le plus fruste.

Chez les Vertébrés inférieurs (Cyclostomes, Sélaciens), le mésoblaste dorsal se somitise et on constate une correspondance entre les somites et les arcs (du moins pour les plus antérieurs) ; seul le somite prémandibulaire n'a jamais de rapports avec les arcs viscéraux et le premier arc (arc mandibulaire) correspond au second somite appelé *somite mandibulaire*.

Chez les Mammifères, le mésoblaste dorsal demeure insegmenté et il y a continuité entre le mésoblaste et sa lame latérale.

Chez les Vertébrés inférieurs à respiration aquatique, le fond des poches endodermiques arrive au contact du revêtement épidermique, se résorbe à ce niveau et s'ouvre à l'extérieur : il y a formation d'une fente viscérale ; après différenciation de leur épithélium, ces fentes deviennent *fentes branchiales ;* arcs et fentes sont définitifs.

Chez les Vertébrés à respiration aérienne, les poches viscérales, très nettes chez l'embryon, sont destinées à s'atrophier; la métamérisation disparaît; cependant, chez l'adulte, il en persiste quelques traces : chez l'Homme, par exemple, la *trompe d'Eustache* et la *caisse du tympan* représentent la première poche viscérale ou hyomandibulaire; la *fossette amygdalienne* correspond à un reste de la seconde poche viscérale.

3. — *Développement du splanchnocrâne :* L'embranchement des Vertébrés est divisé en deux grands phylums :

les *Agnathostomes*, privés de mâchoires,
et les *Gnathostomes*, à mâchoires.

Les Agnathostomes représentés par les † *Ostracodermes* et les *Cyclostomes* (type : *Lamproie*) ont toutes les pièces du système viscéral transformées en *arcs branchiaux*.

Chez les Gnathostomes, qui comprennent tous les autres Vertébrés, la première paire d'arcs viscéraux est devenue l'*arc mandibulaire*, la seconde l'*arc hyoïdien*.

Dans l'embryon des Mammifères et de l'Homme, l'*arc mandibulaire* ou *maxillaire* se présente sous la forme d'un arc cartilagineux (arc primaire) formé de deux moitiés qui se mettent en rapport l'une avec l'autre :

l'*arc palato-carré* ou *maxillaire supérieur*,
le *cartilage de Meckel* ou *maxillaire inférieur*.

Cet *arc primaire*, primitivement cartilagineux, s'ossifiera en certains points. A lui vont s'adjoindre des *arcs secondaires* constitués par des os de membrane. Le nombre d'os de membrane des arcs secondaires va en diminuant dans la série des Vertébrés au fur et à mesure que l'on s'élève vers les groupes supérieurs. Si l'on suit la genèse des formes à travers les différents groupes, on assiste à une évolution essentiellement simplificatrice. C'est chez les Mammifères et chez l'Homme, en particulier, que la constitution des deux mâchoires sera le plus simple.

Nous allons brièvement étudier l'os maxillaire supérieur et l'os maxillaire inférieur ou mandibule de l'Homme.

a) *L'os maxillaire supérieur. Rappel embryologique.*

Le Dr E. Cadenat a fait une mise au point complète de cette question.

En même temps que l'orifice buccal se constitue, dans ses parois une délamination circulaire se crée, séparant la lèvre de la mâchoire, ébauche du vestibule dentaire et des dents.

Un mur épithélial, parallèle à la surface cutanée s'enfonce dans la profondeur des bourgeons. Puis une cavité se creuse entre les cellules : c'est le vestibule buccal.

De la face interne de ce mur, un autre mur perpendiculaire se détache, pénétrant dans l'épaisseur de la mâchoire : c'est la lame dentaire qui va se diviser en tronçons constituant les bourgeons dentaires.

La croissance de la face est surtout marquée dans le sens vertical et antéro-postérieur. Cette anisomérie se retrouve partout

dans le développement phylogénique de la face aussi bien que dans son développement ontogénique. En effet, c'est ainsi que se constitue l'aplatissement progressif du museau pour donner la face et la croissance du bord inférieur du maxillaire inférieur pour donner le menton.

Développement du squelette de la face :

Localement le mésoderme se condense pour donner le squelette primitif cartilagineux.

Ce squelette est composé, pour le massif facial supérieur, de la *capsule nasale* se rattachant à la *capsule crânienne.* La capsule nasale comprend deux ailes latérales enveloppant les deux canaux olfactifs et se reliant avec le cartilage de la cloison.

Mais bientôt va apparaître le squelette définitif sous forme de centres conjonctifs qui s'ossifient sur place, indépendamment du cartilage, enveloppant celui-ci, le remplaçant et le faisant disparaître au moins dans sa plus grande partie. Certains restes remaniés constituent les cartilages de l'aile du nez et de la cloison, qui subsistent chez l'adulte ; d'autres s'ossifient et donnent naissance à l'ethmoïde et à ses cornets, ainsi qu'à l'os du cornet inférieur. La plus grande partie disparaît et les os de membrane constituant les deux maxillaires la remplacent.

L'os maxillaire supérieur apparaît de chaque côté dans les tissus fusionnés, par deux centres d'ossification : l'un au-dessous de l'orifice nasal externe, l'autre au-dessous de l'orbite.

Ces deux centres fusionnent presque immédiatement après leur apparition et se réunissent en une lame continue, externe par rapport au mur dentaire (Fig. 10).

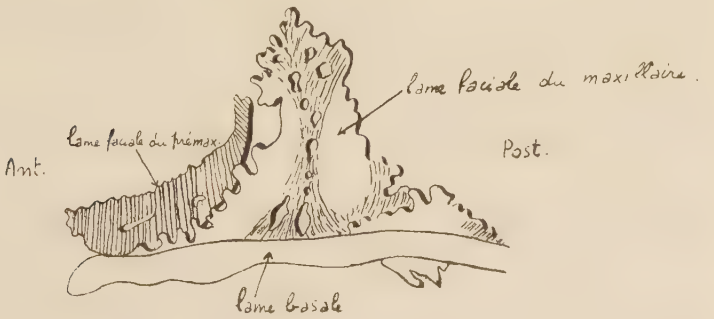


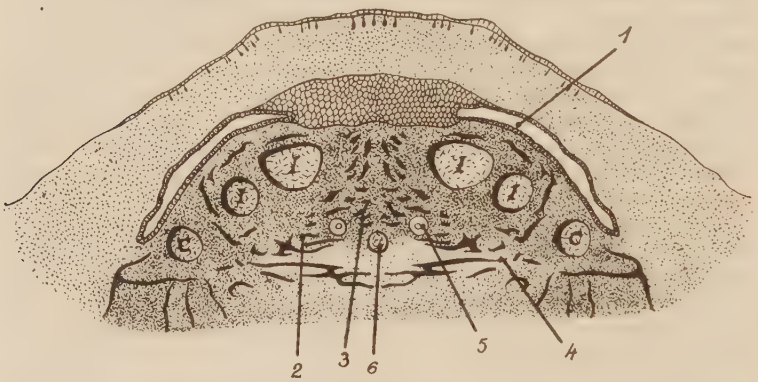
Fig 10 — Vue externe du maxillaire supérieur gauche d'un embryon du troisième mois. (D'après E. Cadenat).

Chacun des centres se développe individuellement en donnant, d'une part le *prémaxillaire,* d'autre part le *postmaxillaire.*

Chacun de ces centres pousse un prolongement supérieur qui, montant entre l'œil et le nez, constitue l'apophyse montante du prémaxillaire et celle du postmaxillaire.

Vers le palais, des travées osseuses viennent entourer les germes dentaires pour leur constituer des *alvéoles* et ossifier le palais. Les travées issues du *centre prémaxillaire* donnent leurs alvéoles aux deux *incisives;* celles issues du *centre postmaxillaire donnent* les alvéoles de la *canine* et des *molaires;* de la région où se développe la canine partent des radiations osseuses qui soudent entre elles les deux formations plus intimément.

Si l'on examine ces différentes formations chez un embryon du troisième mois par la face palatine, on les voit présenter les dispositions suivantes (Fig. 11) : de part et d'autre de la ligne



1. Cul-de-sac gingivo-labial (vestibule). — 2. Travées du processus palatin latéral. — 3. Travées du processus palatin médian. — 4. Travées du postmaxillaire. — 5. Canal incisif contenant un nerf. — 6. Fosse incisive.

Fig. 11. — Embryon de 0,049 (3e mois). Coupe horizontale au niveau du palais antérieur. Les follicules des incisives sont complètement entourés par le prémaxillaire (D'après E. Cadenat).

médiane, dans l'épaisseur du palais sont développées les lames palatines du maxillaire supérieur qui viennent, en arrière, se raccorder avec l'apophyse palatine du palatin; en avant, elles sont séparées des lames palatines du prémaxillaire par une large suture : la *suture incisive.* Les canaux palatins permettent de distinguer sur celles-ci un processus palatin externe et un processus palatin médian, situés de part et d'autre, ce dernier entre les canaux de la ligne médiane.

Ces processus, chez les animaux, sont nettement visibles à la surface palatine, mais chez l'Homme, les processus palatins internes sont repoussés vers le haut et viennent former une gouttière sur laquelle repose le bord inférieur du vomer (Cadenat). Le vomer se développe autour de la cloison cartilagineuse dans sa partie arrière et a, sur coupe, l'aspect d'un papillon aux ailes relevées.

Il y a *indépendance totale des centres d'ossification et des bourgeons.* Les centres d'ossification apparaissent dans des tissus indifférenciés et continus où toute trace de subdivision en bourgeons s'est effacée et leur développement dans la profondeur s'étend sans avoir à tenir compte des ondulations de la surface déjà disparues. Tout rapprochement à faire entre les sutures osseuses et les limites des bourgeons est donc vain (Cadenat).

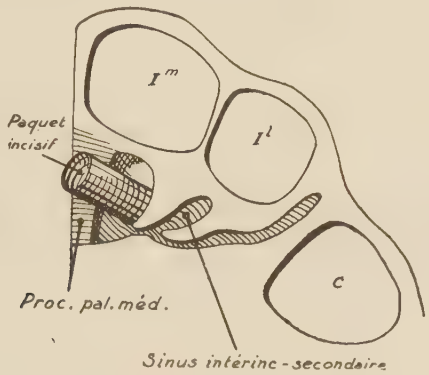


Fig. 12. — Face palatine du prémaxillaire gauche d'un fœtus de 0,180 - 0,270 (Schématique) (D'après E. Cadenat).

b) *L'os maxillaire inférieur* ou *mandibule :*

La *mandibule* ou mâchoire inférieure (*mandibula*), impaire, médiane et symétrique, est placée à la partie inférieure du squelette facial et constitue, avec le maxillaire supérieur, le palatin sus-jacent et l'hyoïde sous-jacent, le squelette de la cavité initiale du tube digestif. Elle est garnie de dents correspondant en nombre, forme, situation, aux dents du maxillaire supérieur et partageant avec elles les mêmes fonctions de mastication, préhension, attaque et défense (chez les Quadrupèdes) ou de mastication seule (chez l'Homme). Elle est mobile (articulation temporo-mandibulaire) et sur elle s'attachent de nombreux muscles dont les releveurs et les dépresseurs de la mandibule, en un mot les masticateurs sont les plus importants; *dents* et *muscles* gouvernent presque entièrement sa morphologie et en font un des os les plus importants et intéressants du squelette céphalique.

De la communauté de fonction des deux mâchoires résulte qu'elles se développent et s'accroissent synchroniquement; ce sont, après la clavicule, les os les plus précoces à apparaître chez l'embryon humain. La mandibule est ontogénétiquement et phylogénétiquement précédée par une autre pièce squelettique, le *cartilage de Meckel* (droit et gauche) . C'est contre ce cartilage que se développent bilatéralement une (Mammifère) ou plusieurs (Reptiles) pièces osseuses d'origine dermique, en rapport direct ou indirect avec les dents. Chez les Mammifères, ce cartilage persiste durant une longue période de la vie fœtale, servant peut-être de soutien à la pièce ostéodentaire qui naît sur

son côté externe; lorsque celle-ci a atteint un assez grand développement, il se résorbe. Les deux mandibules primitives s'unissent après la naissance.

La mandibule humaine est donc formée de deux moitiés symétriques fœtalement indépendantes mais parfaitement soudées chez l'adulte. Dans son ensemble on lui distingue : une partie horizontale, le *corps* (*corpus mandibulæ*), en forme de fer à cheval; deux *branches montantes* (*rami mandibulæ*) s'élevant presque perpendiculairement et prolongeant les extrémités postérieures du corps. Les branches possèdent l'apophyse articulaire ou *condyle* et reçoivent l'insertion des *muscles élévateurs* de la mandibule. Le corps comprend une moitié supérieure, *arcade alvéolaire* ou *pars alveolaris*, qui supporte les dents (1), et une moitié inférieure, *base de la mandibule* ou *basis mandibulæ*, qui reçoit l'insertion des *muscles abaisseurs* de la mandibule.

Pour la morphologie externe de l'os nous renvoyons aux traités d'anatomie classique et en particulier au *traité d'Anatomie humaine de* P. Poirier et A. Charpy, tome 1er, 1931 (*Squelette céphalique* par M. Augier) (Fig. 13).

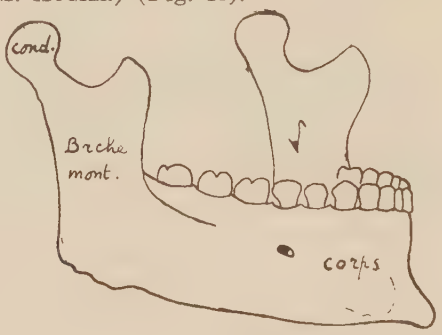


Fig. 13 - Mandibule, face externe. (Poirier)

(1) Récemment, Francis Beltrami, dans sa thèse et dans un mémoire qu'il publiait dans la *Revue de Stomatologie* (Tome 47, n° 1-2, janv. fév. 1946) a insisté sur le fait que la mandibule est un os sans équivalent dans le reste du squelette. « C'est, avant tout, un os dentaire ». Il résulterait « de la fusion de deux systèmes osseux superposés :

1. — *L'os dentaire proprement dit*, formé par les dents et leurs procès alvéolaires (le procès alvéolaire étant l'os qui délimite l'alvéole).

2. — *L'os basal*, substratum osseux de l'os dentaire, sur lequel viennent s'insérer les muscles de la mastication, de la respiration et de la phonation ».

Ainsi la dent n'a plus d'individualité; ce que nous avions pris l'habitude de concevoir comme un organe isolé, devient, suivant la conception actuelle, un *fragment de mandibule.*

Sur le corps, à mi-distance des bords inférieur et supérieur, à 3 centimètres environ de la ligne médiane, au-dessous de la cloison interprémolaire, on trouve le *trou mentonnier* (*foramen mentale*), orifice de 1 à 2 mm., ouvert en haut et en arrière et par lequel sortent les branches mentonnières des nerfs et vaisseaux mandibulaires. Sur la surface intérieure de la branche montante, on trouve, à sa partie moyenne, *l'orifice postérieur du canal mandibulaire* (*foramen mandibulare*), évasé et prolongé en haut et en arrière par une large *gouttière*, empreinte des nerfs et vaisseaux qui y pénètrent, repéré sur le vivant par la saillie de l'*épine de Spix*.

Structure : Elle est celle des os plats, d'autant plus spongieuse qu'ils sont épais, d'autant plus compacte qu'ils sont minces. Les parties les plus épaisses sont au-dessous des molaires (2^e - 3^e) et au menton ; les plus minces sont à la région d'insertions musculaires, c'est-à-dire à la branche montante et en particulier à l'apophyse coronoïde (engainée par le tendon du muscle temporal) et à la partie inférieure de la branche montante (déprimée sur ses deux faces par les muscles masséter et ptérygoïdien interne). La *base* de la mandibule est épaisse, dense et particulièrement résistante ainsi que la symphyse.

La *pars alveolaris* est bilatéralement creusée de huit alvéoles dentaires.

A la limite de la *base* et de la *pars alveolaris*, le corps et une partie de la branche sont traversés par un canal intra-osseux fort important : le *canal mandibulaire* ou *dentaire inférieur* (*canalis mandibulæ*) ; il commence sur la face interne de la branche montante par l'orifice évasé déjà décrit (*foramen mandibulare*). De là, le canal s'enfonce obliquement en bas et en avant, puis, s'incurvant, chemine à 1 centimètre environ au-dessus du bord inférieur de l'os jusqu'au niveau du trou mentionnier (*foramen mentale*) ; il a 0,002 ou 0,003 de diamètre et est limité par une croûte de tissu compact entouré par le diploé ; il passe très près des racines des seconde et troisième molaires ; sur son parcours il émet de très courts *canalicules alvéolaires* ascendants, parfois réduits à un simple orifice, qui se rendent chacun à la pointe d'une logette alvéolaire (d'une racine dentaire). Au niveau de la seconde prémolaire le canal mandibulaire se bifurque en canal mentionnier et canalicule incisif, Le

---

La notion de *dent* est remplacée actuellement par celle de *système dentaire* ou *odonton*, système formé par :

1° *La dent proprement dite* avec *pulpe, ivoire, émail;*

2° Le *parodontium* comprenant le *cément*, le *périodonte, l'alvéole*, la *gencive*.

Précisons que l'alvéole est une cavité, et l'os qui la circonscrit constitue le *procès alvéolaire*.

D'où, l'ensemble des *procès alvéolaires* forme *l'os alvéolaire* des classiques, ou *os dentaire*.

C'est la *dent proprement dite* ou *organum dentale* qui conditionne les *parodontia* et cette conception est fondée sur l'évolution phylogénétique et le développement ontogénétique.

canal mentionnier garde le calibre du canal mandibulaire dont il semble, pour cela, la continuation; il est très court (0,005), s'incurve en haut et en arrière et aboutit au *trou mentionnier;* le *canalicule incisif* (*canalis incisivus*) est immédiatement plus grêle et se termine, après avoir donné des canalicules alvéolaires canin et incisif, au sommet de la loge alvéolaire de l'incisive interne; le canalicule incisif porte des éléments vasculo-nerveux : dentaires et cutanéo-mentionniers (Fig. 14).

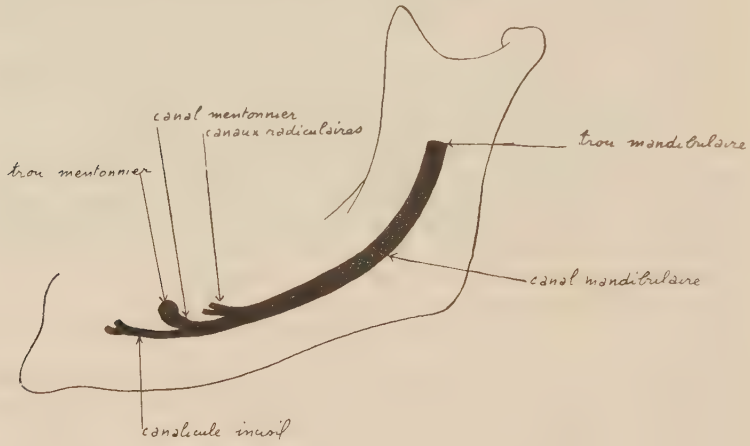


Fig 14 - Canal mandibulaire - (Schématique) -

La mandibule a, comme tous les os spongieux, une structure trabéculaire (*structure fonctionnelle* de *Roux*).

Roux a fixé les lois de cette accommodation fonctionnelle des trabécules osseuses. Pour lui, les forces auxquelles elles sont soumises, la pression et la traction, exercent sur les cellules une excitation trophique, réglant leur nutrition. Les cellules ne participant pas à l'excitation, comme tout organe ne fonctionnant pas, tendent à se résorber et à disparaître; les autres, au contraire, et à des degrés divers, suivant la force des excitations, se multiplient rapidement suivant l'impulsion qui leur a été donnée. C'est ainsi que se formeraient au milieu des trabécules osseuses indifférentes, au moins au début, les travées qui représentent les lignes de renforcement de l'os, correspondant aux diverses forces qui agissent sur lui.

Walkhoff s'est proposé de vérifier ces lois pour la mandibule. Il a utilisé la radiographie qui permet d'obtenir des lignes de plus en plus nettes, suivant l'épaisseur des travées osseuses. Walkhoff dénomme *trajectoires*, les travées les plus importantes. On peut les considérer comme l'ossature du maxillaire inférieur. Etant donné que dans la mandibule, les seules forces

qui interviennent sont celles qui résultent de l'action des muscles (action associée à celle de la statique dans le fémur par exemple), nous obtenons la structure fonctionnelle véritable de l'os. La figure 15 schématise les différentes trajectoires décrites.

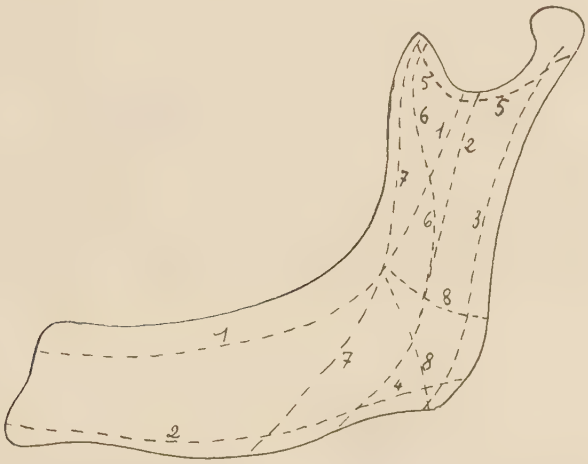


Fig 15 — Structure fonctionnelle de la mandibule -

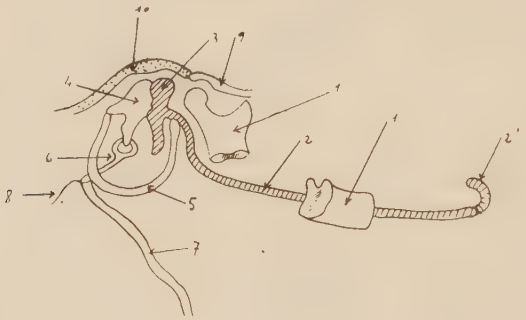
1 — trajectorium dentale,
2 — " basilare,
3 — " posticum,
4 — " marginale,
5 — " copulans,
6 — " transversum,
7 — " praeceps,
8 — " radiatum

Dans leur ensemble, les travées osseuses les plus importantes, sont dirigées suivant l'axe de chaque moitié mandibulaire, c'est-à dire partent de l'angle coronoïdien, du condyle, de l'angle mandibulaire, pour converger dans la base de la mandibule, y former un faisceau particulièrement dense, qui vient s'arc-bouter contre celui du côté opposé, au niveau de la symphyse ; sur cette poutre maîtresse, dont l'axe principal est *condylo-symphysaire*, et qui s'extériorise par le relief diagonal sur la face externe de la branche montante et par la partie antérieure de la ligne oblique externe sur la face enterne du corps, sur cette poutre maîtresse, disons-nous, est posée la *pars alveolaris* qui a

sa structure propre. Cette organisation est très facile à voir durant la vie fœtale, si facile même que Rambaud et Renault... faisaient, de ces faisceaux osseux, des centres particuliers d'ossification.

Développement de la mandibule chez l'Homme : L'imparité de la mandibule est constituée, peu après la naissance (second mois), par la soudure de deux pièces principales droite et gauche, mandibules ou maxillaires inférieurs primitifs, ayant une origine assez complexe.

La mandibule a un mode d'ossification tout à fait spécial ; c'est un os mixte (en partie d'origine membraneuse, en partie d'origine enchondrale) qui reconnaît une triple origine (1) : il naît par ossification directe du tissu mésenchymateux du premier arc viscéral, par ossification très partielle du cartilage de Meckel, par ossification de noyaux cartilagineux (coronoïdien et condylien) sans aucun rapport avec le cartilage de Meckel mais nés secondairement dans le mésenchyme (Fig. 16 et 17).



— Fig 16 — Cartilage de Meckel du côté droit, vu par son côté externe
(In Testut et Latarjet)

1 - mandibule
2 - cartilage de Meckel
2' - " " " du côté opposé
3 - marteau
4 - enclume
5 - os tympanal
6 - étrier
7 - arc viscéral hyoïdien
8 - portion mastoïdienne du temporal
9 - apophyse zygomatique
10 - toit du tympan

(1) Récemment, Francis Beltrami, a pensé devoir reconnaître une quatrième origine à cet os mixte : *l'origine dentaire,* en se fondant sur le fait que c'est l'organe dentaire qui conditionne l'os dentaire.

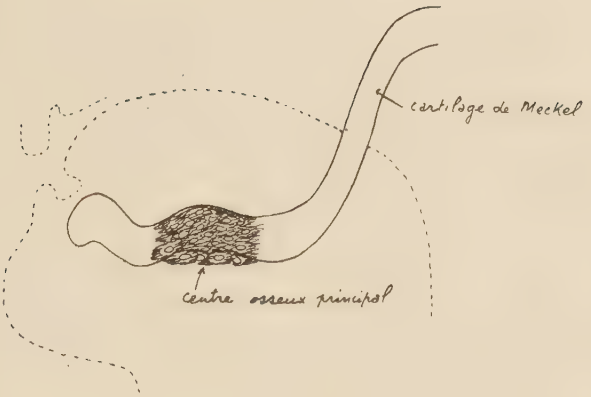


Fig 17 - Début de la mandibule gauche.
Embryon humain de 0,017. (In Poirier. 1931)

Les centres ostéoyènes : a) *Centre osseux principal :* au quarantième jour (0,015 vertex-coccyx), apparaît dans le tissu mésenchymateux de la future région alvéolaire, sur le côté externe de chaque cartilage de Meckel (qui apparaîtrait au stade 0,012, mais ces chiffres sont différents suivant les auteurs, à cause des variations individuelles), vers son tiers moyen, une zone osseuse réticulée qui s'étend sagittalement, parallèlement au cartilage et au nerf mandibulaire; cette *lame externe* s'épaissit à sa partie inférieure, *base*, et, se recourbant, émet une *lame interne* de telle façon que le nerf mandibulaire et, un peu plus tard, les vaisseaux mandibulaires se trouveront inclus dans une *gouttière alvéolaire* ou mieux *mandibulaire* (stade 0,025); le cartilage de Meckel se trouve alors situé contre la lame interne (entre la lame et la base) qui se moule sur lui et même, en un point, près de la symphyse meckelienne, va l'envelopper complètement. A l'endroit où le nerf mandibulaire émet sa branche mentionnière, la lame externe laisse un hiatus qui se transformera en *trou mentonnier*. La gouttière s'étend en arrière et en avant; en arrière sa lame externe se prolonge et s'élève en formant l'ébauche de la *branche montante*. Enfin la gouttière se fermera à son extrémité antérieure symphysaire, se fermera partiellement à son extrémité postérieure (*foramen mandibulare*) et enfin se cloisonnera (*alvéoles*) autour des germes dentaires au-dessous desquels elle est née.

b) *Rôle du cartilage de Meckel :* le cartilage de Meckel constitue l'appareil suspenseur initial du 1er arc viscéral, alors que la mandibule représente, phylogénétiquement, un squelette local, surajouté et entièrement lié au développement dentaire; mais jusqu'au troisième mois de la vie fœtale le cartilage de Meckel joue

un rôle sustentateur vis-à-vis la mandibule, tant que celle-ci n'a pas pris un point d'appui solide sur le crâne, et il persiste jusqu'au sixième mois chez le fœtus; cependant il joue aussi un minime rôle dans l'ossification de la mandibule. A partir du stade de 0,025, tout près de la symphyse, au point où la gouttière devient un anneau osseux dans lequel passe le cartilage, ce dernier est envahi par l'ossification puis incorporé progressivement au corps mandibulaire. Tout le reste postérieur du cartilage s'atrophiera et disparaîtra.

c) *Formation du condyle et de l'apophyse coronoïde :* au stade de 0,043, il apparaît, dans le tissu mésenchymateux, un gros *noyau condylien cartilagineux* qui sera envahi par l'ossification adjacente du centre dermique; seule la couche superficielle, articulaire, de ce cartilage persiste chez l'adulte. Au stade de 0,070 apparaît un *noyau coronoïdien cartilagineux* qui évolue de la même façon et est complètement ossifié au sixième mois de la vie fœtale.

Croissance de la mandibule : a) *Gouttière et alvéoles dentaires :* La *gouttière* se ferme précocement à son extrémité symphysaire et plus tardivement à son extrémité postérieure où, au 5e mois de la vie fœtale, elle forme le *foramen mandibulare.* La gouttière du foetus, de l'enfant et de l'adolescent s'étend normalement jusque sur la *face interne de la branche montante*, sa limite postérieure primitive étant le *foramen mandibulare* ou plus exactement l'épine de Spix.

A partir du quatrième mois fœtal, les germes dentaires s'isolent les uns des autres par la formation de *cloisons interalvéolaires :* la gouttière se subdivise en une série d'alvéoles qui apparaissent dans l'ordre : alvéoles de la canine, des incisives, de la 1re molaire de lait; à la naissance les alvéoles de la 2e molaire de lait et de la 1re grosse molaire communiquent encore large-

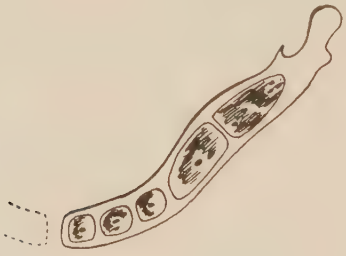


Fig 18 – Vue supérieure de la mandibule chez un nouveau-né. (D'après Rambaud et Renault)

Dans le fond de la gouttière on aperçoit, encore déhiscent, le canal mandibulaire, cinq alvéoles distinctement.

ment; il y a donc six alvéoles chez le nouveau-né; les 5 premiers (Fig. 18) renferment chacun l'ébauche d'une dent de lait et, au-dessous et en dedans, l'ébauche plus fruste de la dent permanente correspondante; le 6e renferme l'ébauche de la 1re grosse molaire (dent de six ans) et en arrière les germes frustes des 2e et 3e molaires. Au sixième mois de vie réelle, la cloison entre les alvéoles 5 et 6, est complète; ce sixième alvéole est, en grande partie, situé sur la face interne de la branche montante; il s'allongera, *semblera* se déplacer en avant et se subdivisera; ainsi se forme le septième alvéole (un an), empiétant, comme le précédent, sur le corps et la branche montante; il contient le germe de la 2e grosse molaire qui fera éruption à treize ans; à son tour il s'allongera, *semblera* s'avancer sur le corps et se subdivisera de façon à former derrière lui le huitième alvéole (six à sept ans) qui contient la 3e molaire ou dent de sagesse; cet alvéole se déplacera lentement en avant, de façon à venir se situer uniquement sur le corps mandibulaire; la dent qu'il contient ne fera éruption qu'entre dix-huit et vingt-cinq ans. Ce huitième alvéole est inconstant et fréquemment soumis à des retards dans son évolution.

Ainsi, lorsque tous ces phénomènes seront terminés, la gouttière qui porte des alvéoles sera uniquement située sur le corps mandibulaire et, de sa partie plus postérieure, il ne persistera que le début du canal mandibulaire.

Dès que la gouttière s'est cloisonnée et divisée en alvéoles, les termes de *pars alveolaris* ou d'arcade, ou encore d'arc dentaire deviennent seuls appropriés.

b) *Canaux mandibulaires :* Il existe à la naissance deux canaux principaux, parallèles et superposés : le *canal mandibulaire* et, sous-jacent à lui, le *canal de Serres;* ce dernier est appelé à disparaître.

Au début, les vaisseaux et les nerfs sont libres dans la gouttière, puis le plancher s'exhausse par prolifération osseuse et une veine, bas placée, se trouve circonscrite; ainsi se constitue, du quatrième au neuvième mois, le *canal de Serres.* Il s'atrophie assez longtemps après la naissance et a disparu vers huit ans, sauf cependant son extrémité toute postérieure qui peut persister très tard. (Fig. 19.)

Contrairement à ce que pensait Serres (Vallois, Bennejeant, Augier) ce canal ne s'étend pas d'un bout à l'autre de la gouttière alvéolaire et ne contient pas d'artère irriguant les dents de lait, ni de nerfs; il ne contient qu'une petite veine osseuse et s'épuise dans l'os sans dépasser le niveau de la canine, ou sort par un petit orifice soit un peu antérieur, soit sous-jacent au trou mentonnier (Vallois et Bennejeant), ou, plus souvent, sort par le trou mentonnier, à sa partie inférieure (Augier).

Dès que le canal de Serres est formé, le tissu osseux va envelopper de la même façon les nerfs, veines et artères mandibulaires et créer un *canal mandibulaire* plus important. Ce dernier, chez le nouveau-né parcourt la gouttière alvéolaire jusqu'au

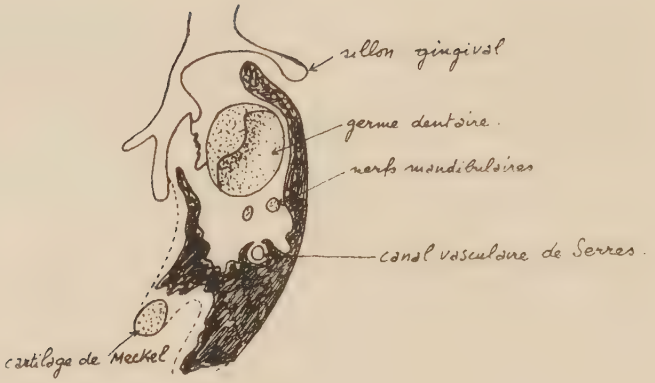


Fig. 19 — Coupe frontale de la région mandibulaire gauche un peu en arrière du trou mentonnier. (E. H. de 0,145)

dessous du quatrième alvéole (1re molaire de lait et future 1re prémolaire); là, il se bifurque en canal incisif et canal mentonnier; le *canal incisif* est très précocement formé (3e mois); le *canal mentonnier* cesse de n'être qu'un simple orifice au quatrième mois; il a 0,005 à 0,007 de long à la naissance. Le *trou mentonnier* est relativement d'autant plus gros que la mandibule est plus jeune; son orientation varie et chez l'adulte il s'ouvre en haut et en arrière, le canal mentonnier s'incurvant en haut; jusqu'à la naissance il reste immuablement situé immédiatement en arrière de la cloison interalvéolaire qui sépare la canine de la première molaire de lait; dans la suite, il semblera se déplacer un peu en arrière et se trouvera placé chez l'adulte un peu en arrière de la première prémolaire (HUNTER).

c) *Symphyse et menton :* La synostose symphysaire commence deux à trois mois environ après la naissance et se termine dans la première année après avoir progressé de bas en haut, d'avant en arrière.

La saillie mentonnière, ébauchée chez le fœtus, s'accuse rapidement; c'est, chez le jeune enfant, une saillie triangulaire avec deux méplats latéraux (*foveolæ mentales*) qui ne sont que la conséquence des deux saillies voisines (alvéolaire et mentonnière); ces méplats s'effacent avec l'âge. Le développement de la saillie mentonnière peut se traduire par les mensurations de l'angle symphysien : 104 deg. chez le fœtus au 5e mois, 93 deg. chez le nouveau-né, 73 deg. à 4 ans, 69 deg. à 8 ans, 55 deg. chez l'adulte européen (MEREJKOWSKY).

La présence d'un *menton* a été donnée comme un caractère spécifique de l'Homme actuel ; ayant été reconnu variable, on put même en faire un caractère de race.

Pour M. Boule, il s'agit ici d'un caractère des plus remarquables et dont la signification au point de vue de la hiérarchie morphologique dans le groupe des *Primates* ne paraît pas discutable. *Aucun Mammifère n'a de menton, il n'y a que l'homme actuel qui en ait un.*

Dans la lignée des Hominidés, *Pithecanthropus erectus* du stade anthropien d'Insulinde, présente une mandibule terminée en avant par un plan oblique de haut en bas et d'avant en arrière, de caractère simien. *Palæanthropus neanderthalensis* du stade hominien d'Europe, présente une mandibule droite en avant, toujours dépourvue de menton. Le menton apparaît, pour la première fois, chez *Neanthropus* du stade humain, qui apparaît à la fin de la dernière glaciation, au Pléistocène supérieur.

Chez l'Homme actuel, la mandibule étant orientée dans le plan alvéolaire, c'est-à-dire suivant une ligne horizontale allant du bord alvéolaire incisif au bord alvéolaire de la dernière molaire (Klaatsch), si l'on mène une verticale par le bord alvéolaire au niveau de l'incisive médiane, le menton se présente :

En saillie très nette en avant de cette ligne, chez l'Européen ;
En saillie très faible en avant de cette ligne, chez l'Arabe, la symphyse mentonnière étant presque verticale (1).

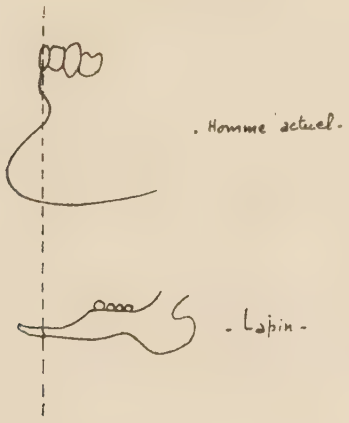


Fig. 20 — Les différences de direction de la Symphyse.

(1) Si l'on mène deux verticales, l'une tangente à la cornée, l'autre passant par l'extrémité antérieure de la glabelle, le menton de l'Européen s'inscrit entre les deux lignes ; le menton du Sémite s'inscrit en arrière de la verticale cornéenne : le profil du Sémite est « en demi lune ».

Chez le nègre de Madagascar, la symphyse tend plutôt à s'éloigner de cette verticale et à se tenir en arrière, prenant ainsi une direction oblique inverse de celle de l'Européen.

Si nous descendons la série, nous voyons cette tendance du nègre s'accentuer de plus en plus chez les Singes et bien davantage chez les divers Mammifères. L'obliquité est telle chez certains (Lémurs, Lapin) que les dents émergent du bord inférieur du maxillaire. (Fig. 20.)

Virchow décrivait les mâchoires « sans menton » de l'Homme préhistorique, comme tératologiques. Walkhoff les considérant comme normales pour les hommes de cette époque, chercha la raison de ces différences dans la structure interne de la région. L'examen radiographique de la région de la symphyse de mâchoires humaines, révéla de fortes trajectoires partant des insertions des muscles génio-glosses et digastriques et s'irradiant en éventail dans l'éminence mentonnière. Or, le Singe ne les présente jamais. Il en est de même des mâchoires préhistoriques les plus anciennes, notamment celles de Schipka et de La Naulette, celle de Krapina en montre une esquisse et sur les suivantes, celles de Spy n° 1 et de Predmost, elles sont devenues manifestes. En même temps que cette progression des trajectoires, nous voyons s'établir une saillie mentonnière qui suit graduellement leurs variations pour arriver à la forme normale actuelle.

Ce fait est d'autant plus frappant que dans le même temps le maxillaire inférieur dans son ensemble subit une rétrogradation manifeste. De même que celle-ci est sous la dépendance de la diminution de la mastication, on peut admettre qu'une augmentation fonctionnelle partielle a dû déterminer un accroissement de la région intéressée. On ne peut donc en rendre responsable que le muscle génio-glosse et son développement progressif. Ce dernier est évidemment sous la dépendance d'une plus grande activité fonctionnelle qui règlerait, selon la loi de Roux la structure interne et partant la morphogénie de cette portion du maxillaire.

Ce fait entraîne d'importantes conséquences : nous devons en déduire logiquement que l'Homme préhistorique se servait moins des muscles de la langue, la fonction de la parole étant moins importante; les possesseurs des mâchoires les plus anciennes, sans menton, ne faisaient peut-être pas usage du langage articulé.

d) *Corps et branche montante :* La *pars alveolaris*, chez le fœtus et le jeune enfant, montre un développement précoce en hauteur, en épaisseur et en longueur, comparativement à la *pars basalis* et à la mandibule tout entière. On a vu qu'en longueur, la gouttière empiétait fortement sur la branche montante du fœtus, alors qu'elle sera placée en avant d'elle chez l'adulte. On a dit plus haut que les alvéoles, et partant la gouttière tout entière, *semblaient* se déplacer en avant ; dans la réalité on

admet que celle-ci s'accroît par son extrémité *antérieure* tant que la symphyse n'est pas soudée, mais qu'elle s'accroît surtout par son extrémité postérieure. Le trou mentonnier, pris comme point de repère, apparaît très fixe durant toute la vie fœtale et jusqu'à la synostose mandibulaire; ensuite il semble un peu déplacé en arrière par l'accroissement postérieur de toute la mandibule; il y a aussi un élargissement *transversal* de la mandibule; l'arc mandibulaire s'accroît ainsi énormément et finit par permettre à toutes les dents de se loger exclusivement sur le corps mandibulaire, tout en augmentant elles-mêmes de volume. L'allongement postérieur du corps mandibulaire est lui-même conséquent de l'allongement postérieur de la branche montante. Humphry a montré expérimentalement que le bord antérieur de la branche montante était progressivement détruit par des processus d'érosion tandis que son bord postérieur était le siège de processus d'apposition, de telle sorte que durant ces phénomènes la branche montante ne se déforme pas mais recule; le déplacement en avant des alvéoles n'est donc qu'une pure apparence; ils ne cessent, au contraire, de s'étendre en arrière, mais chez l'enfant, moins vite que ne le fait la branche montante. Humphry explique que les muscles masticateurs gardent leurs insertions et leurs rapports primitifs grâce à leur croissance interstitielle. Les processus d'apposition sont beaucoup plus importants que ceux d'érosion; la diminution de l'angle que fait le bord antérieur avec le bord alvéolaire relèverait de ces derniers qui favoriseraient, en outre, l'allongement de la gouttière (Humphry).

En même temps qu'elle ne s'allonge, la branche montante s'élève; chez le fœtus et le jeune enfant, elle est très basse et très oblique en haut et en arrière : ainsi le condyle se trouve à même hauteur que le bord alvéolaire; s'il n'y avait pas la saillie de l'apophyse coronoïde, on ne distinguerait pas de branche montante; de même l'angle mandibulaire est tout d'abord très obtus (150 à 160 deg. chez le nouveau-né, 140 deg. après la première dentition, 130-110 deg. après la seconde dentition et chez l'adulte) (Broca, Renard).

Enfin, les branches montantes s'écartent parallèlement à l'écartement des condyles temporaux et à l'élargissement de la base du crâne; cet écartement est beaucoup plus actif pour les condyles, les apophyses coronoïdes, les branches montantes et aussi la base du corps mandibulaire que pour l'arcade alvéolaire; aussi celle-ci deviendra-t-elle plus interne que tous ces éléments (Humphry).

Chez le vieillard *édenté*, quel que soit son âge, l'angle mandibulaire reprend ses proportions infantiles (140 deg.) (Topinard); l'angle mandibulaire apparaît donc sous la dépendance du développement dentaire, ou mieux, du degré d'écartement des mâchoires, car lorsque cet angle diminue chez l'enfant et l'adolescent, c'est par suite de l'allongement des dents dans le sens de la hauteur. Lorsque les dents tombent, leur support alvéolaire se

résorbe et la distance intermaxillaire diminue ; l'os obéit alors à des forces mécaniques différemment orientées, sa structure interne (fonctionnelle de Roux) doit s'en ressentir mais sa configuration aussi et nous en jugeons par l'agrandissement de l'angle mandibulaire. Ce sont là des exemples très démonstratifs de la *plasticité* du tissu osseux à tous les âges (1).

Variations de la mandibule

Dans ses plus importantes modalités morphologiques, la mandibule est commandée par *l'appareil musculo-dentaire*. Il vient naturellement à l'esprit qu'elle puisse présenter des variations en rapport avec des anomalies du développement, qui ne sauraient nous intéresser ici.

a) *Variations de cause dentaire.* — D'une façon générale on peut dire que le nombre, le volume, la forme, la situation des alvéoles dentaires dépendent étroitement du nombre, du volume, de la forme et de la situation des dents puisque ceux-là se moulent sur celles-ci.

Nous ne retiendrons aucun cas d'anomalies par excès ou par défaut du nombre des dents, considérant que ces anomalies constituent des déviations qui s'écartent de la ligne d'évolution générale et partant, ne peuvent plus présenter d'intérêt pour nous.

---

(1) Le développement de la mandibule est en étroite corrélation avec celui du maxillaire supérieur.

Fr. Beltrami rappelle que chez l'enfant, à la naissance, la distance qui sépare, au maxillaire supérieur, le nasion (point crâniométrique situé médianement sur la ligne de suture naso-frontale au-dessous de la glabelle) du bord alvéolaire où apparaîtront les incisives, est de 0,030 environ, alors que celle qui sépare la cavité orbitaire du rebord alvéolaire où naîtra la seconde molaire temporaire, est en moyenne de 0,010. Or, chez l'adulte la distance nasion-bord incisif dépasse 0,07, l'augmentation étant de 133 %, alors que celle qui sépare la cavité orbitaire des faces triturantes des molaires, est de 0,04, soit une augmentation de 300 %, d'où l'apparition de la tubérosité maxillaire, formation d'un angle presque droit. Le bord inférieur du maxillaire supérieur qui, à la naissance, avant l'apparition des dents, était presque linéaire, se brise à mesure que les premières molaires poussent; le bord inférieur du maxillaire présente alors à considérer un bord occlusal et un bord postérieur tout du long de la tubérosité qui s'est formée.

Le maxillaire supérieur ainsi modelé va à son tour modifier la morphologie mandibulaire. Les molaires supérieures surbaissées vont contraindre les molaires de la mandibule à s'enfoncer; celle-ci primitivement très ouverte, nous l'avons vu, dont le condyle est à la naissance au même niveau que le bord alvéolaire va, à son tour, se fermer progressivement à mesure que les molaires pousseront et arriveront au contact; ainsi le condyle se trouvera chez l'adulte à 0,042 au dessus du plan occlusal.

Seules, nous arrêteront, les variations de *la dent de sagesse.* Nous assistons à la *disparition de la dent de sagesse :* l'homme tend vers un type à vingt-huit dents par suppression de la troisième molaire. Darwin la considérait comme une dent en voie normale de disparition. A l'heure actuelle, Cuénot insiste sur sa grande variabilité, le polymorphisme étant de règle chez les organes en régression.

Sur les crânes humains fossiles, on n'a pas signalé d'anomalie dentaire numérique; même l'antique mâchoire de Mauer (Pléistocène inférieur) a une formule dentaire normale; il en est de même des crânes fossiles néanderthaliens (Pléistocène moyen). Mais tous ces crânes fossiles, de même que les crânes des races actuelles qui ont conservé des caractères primitifs, ont des dents beaucoup plus volumineuses que dans la race blanche. Non seulement les alvéoles mais la *pars alveolaris* et même toute la mandibule sont plus développés.

Les mandibules à forte denture, des races humaines ayant conservé des caractères primitifs, présentent un large *diastème postmolaire* entre l'alvéole de la troisième molaire et la branche montante (1).

La fréquence de la disparition de la troisième molaire est plus grande dans les races modernes et, parmi celles-ci, dans les plus civilisées. Cette disparition n'est pas complète chez certains individus; la dent peut être très diminuée de volume ou ne pas sortir de son alvéole ou bien avorter dans son développement; sa non-éruption entraîne la formation d'un diastème postmolaire entre la dernière molaire (seconde molaire) et le bord antérieur de la branche montante.

Chez certains sujets, cette dent atteint un volume normal ou presque mais, par suite d'une insuffisance d'allongement de l'arcade alvéolaire, elle est mal située et garde une position infantile (*ectopie*) : son alvéole empiète alors sur la branche montante ou même est totalement situé dans la branche montante, en avant du *foramen mandibulare;* cet alvéole tend alors à s'ouvrir sur la face interne de la branche montante. Il y a des cas plus anormaux où cette dent, très déviée dans son développement, occupe dans la branche montante une situation (*hétérotopie*) qui ne répond pas à celle que son germe a durant le développement normal. Toutes ces mauvaises conditions ont une importance clinique.

---

(1) Certains auteurs ont voulu voir dans ce diastème postmolaire, le reste de l'emplacement d'une quatrième molaire. Cette dent surnuméraire, contrairement à l'habitude pour les dents anomales, a pu être vue très régulièrement placée en arrière des trois autres molaires, d'une façon exceptionnelle, chez des races actuelles à caractères attardés (Néo-calédoniens, Australiens...) Or, pour si loin que l'on remonte dans la phylogénie des Primates, des Hominidés jusqu'aux Insectivores du Crétacé, jamais dans la formule dentaire des différents groupes rencontrés, on ne compte quatre molaires .

Au cours de l'évolution humaine, la réduction de la *pars alveolaris* a été plus rapide et plus forte que la réduction du corps mandibulaire. Cette affirmation est fondée sur l'observation des variations de la région mentonnière en rapport avec le développement dentaire : la saillie du menton s'accuse en même temps que le volume dentaire diminue, d'une race humaine à l'autre ; il faut alors supposer qu'il existe une certaine indépendance entre la *pars alveolaris* (uniquement dentaire) et la *base mandibulaire* (qui obéit aux dents, mais aussi aux muscles, etc.)

Comme nous l'avons vu plus haut, chez les Anthropoïdes qui ont la même formule dentaire que l'homme mais dont les dents sont très fortes, il n'y a pas de menton ; la région est très fuyante en bas et en arrière, l'angle symphysien est très ouvert (105 deg. environ). Nous rappelons également que chez l'homme fossile (du Pléistocène inférieur et du Pléistocène moyen) les dents sont moins volumineuses que chez les Anthropoïdes mais nettement plus fortes que chez les Hommes actuels : la région mentonnière y est fuyante (quoique moins que chez les Anthropoïdes), l'éminence mentonnière n'est que peu indiquée, l'angle symphysien est très ouvert (104 deg. chez le crâne de la Chapelle aux Saints - Boule).

Chez les races actuelles les plus primitives et les mieux dentées, le menton existe mais il est peu prononcé ; l'angle symphysien est encore assez ouvert : 94 deg. en moyenne avec écarts de 78 à 93 deg. chez les Néo-Calédoniens. Enfin, dans les races blanches où le système dentaire est « le plus dégénéré », le menton est le plus saillant, la face le moins prognathe, l'angle symphysien le plus fermé : 71 deg. en moyenne avec écarts de 57 à 82 deg.

Un effacement du menton, même aussi marqué que sur les mandibules néanderthaliennes, peut se rencontrer, mais très rarement, sur des crânes de Nègres actuels sans cependant que le reste de la mandibule soit comparable par son développement à une mandibule néanderthalienne ; de même on a décrit des mandibules de Nègres modernes avec tous les caractères néanderthaliens, sauf l'effacement du menton : d'où la complexité des problèmes morphologiques.

Les *sécrétions internes* jouent normalement un rôle important dans la morphogenèse en général et, dans le cas particulier, dans l'accentuation des saillies osseuses, ainsi que le révèle l'exagération du processus normal qui relève de la pathologie, *l'acromégalie* par exemple (due à un adénome éosinophile du lobe antérieur de l'hypophyse).

Pour ce qui est de *l'angle mandibulaire*, il est plus ou moins ouvert suivant les individus. On a déjà vu qu'il variait avec l'âge ou plus exactement avec la dentition (Fig. 21) : 150 à 160 deg. chez le nouveau-né, 140 deg. après la première dentition, 130 deg. après la seconde dentition et chez l'adulte, 140 deg. chez le vieillard édenté (Broca, Renard, Topinard.) ; chez les races

où la dentition est le plus développée (ainsi que toute la mandibule), l'angle est plus fermé : 111 deg. chez les Néo-Calédoniens,

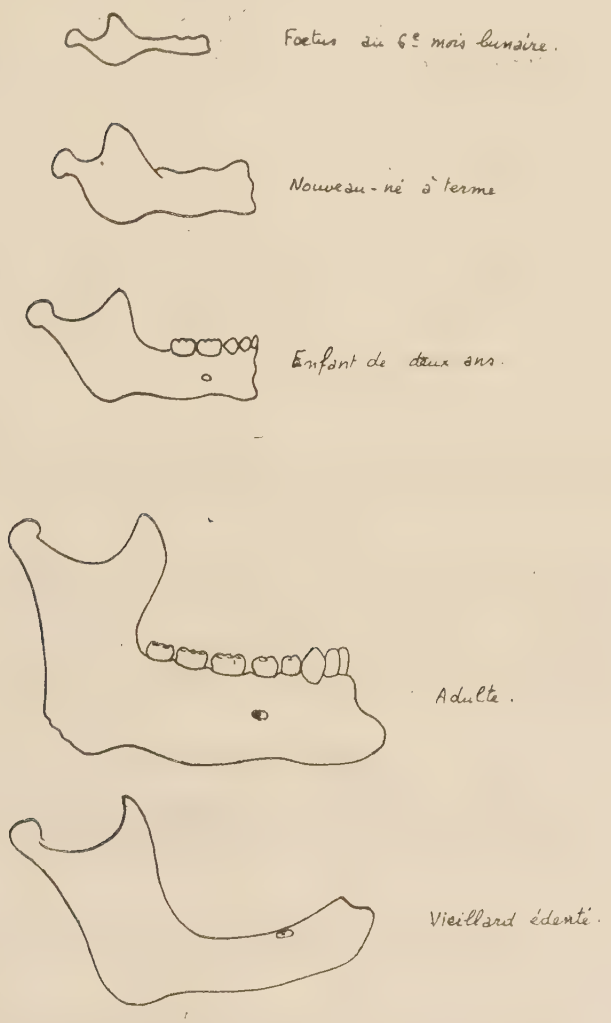


Fig. 21 — La mandibule de l'Homme aux divers âges.

117 deg. chez les Néo-Hébridiens, 121 deg. chez les Nègres africains, 106 deg. chez le Chimpanzé, 104 deg. chez l'Orang, 100 deg. chez le Gorille; sur l'antique mâchoire humaine d'Heidelberg il est seulement de 107 deg. (SCHOTENSACK). (Fig. 22.)

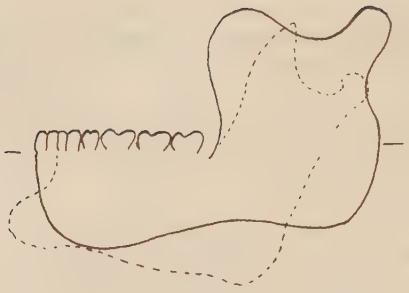


Fig 22 - Profil de la mandibule de † Mauer superposée à une mandibule européenne moderne. (In Poirier - 1931).

Mais, comme le menton, l'angle mandibulaire varie pour de tout autres causes; ainsi il est d'autant plus ouvert que la hauteur faciale supérieure est plus grande (leptoprosopie, acromégalie).

Chez l'adulte, au fur et à mesure et en raison du développement morphologique et fonctionnel des dents, il se crée une légère asymétrie qui s'observe au niveau du bord inférieur, des angles (ou gonions), des condyles. Cette asymétrie du bord inférieur est normale : le plus souvent la mandibule repose sur un plan horizontal par ses gonions, mais le troisième point d'appui est latéral.

Une asymétrie dentaire (inégalité fonctionnelle des dents) entraîne une asymétrie de la mâchoire; les déformations ou les hyperpressions locales retentissent sur la statique générale de la mandibule; il se produit à distance de légères déformations compensatrices, telles que celles que l'on connaît au niveau de la colonne vertébrale.

En dehors de l'action des dents, il faut ajouter que l'asymétrie de la mandibule reconnaît d'autres causes : asymétries faciales, crâniennes.

b) *Variations de cause musculaire.* — Les dents, les muscles masticateurs, toute la mandibule varient parallèlement ou presque. Dans la race blanche actuelle où la lutte pour la vie est physiquement moins dure que dans les races sauvages actuelles qui connaissent des conditions de vie qui peuvent être comparées à celles qu'ont connues les Hommes fossiles, on assiste à une dégradation progressive du système dentaire, des muscles masticateurs, de la mandibule tout entière; en même temps la saillie du menton s'accuse.

Il y a donc des caractères généraux et des caractères particuliers d'hypo et d'hyperdéveloppement mandibulaires liés à l'influence musculo-dentaire.

La mâchoire de Mauer (*Mauerantropus heidelbergensis*) est, parmi les restes humains fossiles, la plus ancienne mandibule connue; elle est de conservation parfaite; tous les caractères primitifs d'hyperdéveloppement y sont à l'excès et par conséquent plus faciles à apprécier : ce sont les *grandes dimensions* de cette mandibule, en longueur antéro-postérieure et en épaisseur surtout; les branches montantes devaient supporter d'énormes muscles masticateurs car elles sont presque deux fois plus larges que dans la normale contemporaine (0,06 au lieu de 0,037, Schotensack); proportionnellement moins élevées, elles ont un aspect presque carré, massif; leurs apophyses coronoïdes sont courtes et arrondies et montent moins haut que les condyles; par suite les échancrures sigmoïdes sont peu profondes; les condyles sont très épais; les gonions sont éversés en dehors, ce qui rend chaque fosse massétérine plus profonde mais il n'y a pas d'apophyse saillante en bas et en arrière (apophyse dite « lémurienne » parce qu'elle se rencontre chez les Lémuriens — *Lemuroidea* — Primates primitifs de Madagascar). Le caractère le plus primitif et le plus important, nous y avons suffisamment insisté, est l'absence d'un menton; il s'ensuit que l'angle symphysien est très ouvert (Fig. 22). Les apophyses géni sont peu marquées et même leur région est plutôt déprimée, ce qui rappelle les fossettes d'insertion des muscles géniens chez les Anthropoïdes. Les impressions digastriques sont très développées. La ligne mylo-hyoïdienne est plutôt effacée.

Ces caractères primitifs sont aussi pithéciens; la mâchoire de Mauer se rapproche de la mâchoire d'un Anthropoïde, mais, par le caractère de ses dents, elle reste vraiment humaine.

Tels sont les traits généraux d'hyperdéveloppement ostéo-musculo-dentaire; les caractères d'hypodéveloppement seront exactement inverses.

Si l'évolution du maxillaire inférieur est liée à celle des muscles masticateurs, il ne faut pas méconnaître l'influence exercée par le développement du système masticateur sur celui de la boîte crânienne et de l'encéphale. Cette influence a été mise en évidence par les travaux d'Anthony du Museum.

Ayant, dans une série d'expériences, supprimé chez de jeunes chiens, le muscle temporal d'un côté ou, comme il l'appelle plus justement, le *crotaphyte*, il remarqua un développement beaucoup plus considérable du crâne et de l'encéphale du côté opéré. Il en tira cette conclusion que la présence des temporaux pourrait bien être un obstacle au développement du crâne qui serait alors inversement proportionnel à celui de l'appareil masticateur; l'augmentation de volume de l'encéphale dans la série animale serait due à la régression progressive de cet appareil.

Les *Carnassiers*, par exemple, sont remarquables par un prognathisme considérable de la face en rapport avec des muscles masticateurs puissants; les insertions de ces muscles ont peu à peu

envahi toute la surface crânienne en avant, se rejoignant sur la ligne médiane, où, souvent, elles déterminent la formation d'apophyses, développées dans une crête médiane, qui fournissent aux fibres musculaires une plus grande surface d'insertion. En même temps, la station horizontale a amené un énorme développement de la surface d'insertion des muscles de la nuque. L'encéphale se trouve ainsi emprisonné dans la cavité crânienne, bridée par ces muscles puissants; les signes de cette compression sont marqués sur l'endocrâne par l'impression profonde des circonvolutions cérébrales qui peuvent même se dessiner sur l'exocrâne. Si nous nous élevons dans la série, nous remarquons que les circonvolutions se dessinent de moins en moins, non seulement à l'extérieur du crâne, mais encore à son intérieur. Parallèlement le système masticateur a diminué d'importance et l'encéphale a acquis un volume de plus en plus considérable.

Au cours du développement embryonnaire, nous trouvons successivement, mais inversement, les mêmes étapes. Point de prognathisme de la face chez le fœtus, muscles temporaux minces, ne se rejoignant pas sur la ligne médiane, peu ou point d'impressions cérébrales sur l'endocrâne, développement proportionnellement plus considérable de l'encéphale. Par la suite, à mesure que la fonction s'organise, l'appareil masticateur et la face prennent des proportions plus considérables et l'animal arrive peu à peu à présenter chez l'adulte les caractères que nous signalions plus haut; au moment où les muscles temporaux ont pris leur importance, ils se sont opposés à l'accroissement ultérieur de la boîte crânienne.

En ce qui concerne l'Homme, lorsque ses ancêtres ont renoncé à la station horizontale, les muscles de la nuque se sont peu à peu atrophiés; en même temps l'appareil masticateur ne servant plus, par suite du perfectionnement du membre antérieur, ni à la préhension, ni à la défense et à la lutte, mais se cantonnant à la division des aliments, a vu son volume diminuer proportionnellement à la fonction. De plus en plus, il s'est spécialisé dans la mastication seule et de plus en plus, maxillaires et crotaphytes se sont réduits; ces derniers abandonnant la ligne médiane pour venir se limiter à la fosse temporale. Libre alors de toute entrave, l'encéphale a pu prendre un développement tout à fait exceptionnel, comme il le fait chez le fœtus des Anthropomorphes et des Carnassiers, la sélection naturelle agissant en sens inverse de ce qu'elle avait fait chez les Carnivores.

Le développement considérable de l'encéphale chez l'Homme, caractère de fœtus, conséquence de l'atrophie des crotaphytes et des maxillaires, devient ainsi compréhensible et rationnel; il ne représenterait plus qu'un fait banal de l'évolution générale des espèces (1).

(1) Le développement crânien et le développement facial ne se font pas suivant la même courbe. Alors que le crâne possède presque sa forme définitive à six ans, le développement facial ne devient actif que vers la septième année, et il est très rapide, surtout au moment de

Les données embryologiques nous montrent que le *massif facial supérieur* (qui comprend les nombreux os groupés autour des cavités orbitaires, nasales, crâniennes, frontales, et leur musculature, de même que les muscles moteurs des globes oculaires) et le *massif facial inférieur* (mandibule et sa musculature), tous deux logés dans le territoire préchordal (ou préhypophysaire) de la tête, ont des significations morphogénétiques essentiellement différentes. Le premier, préhypophysaire, provenant du mésenchyme prémandibulaire, est exposé aux variations de la flexion de la tête préchordale sur la tête chordale, flexion qui se fait au niveau de l'hypophyse ; le second, posthypophysaire, originaire du mésenchyme mandibulaire, se trouve placé hors des atteintes de la flexion de la tête préchordale, en arrière d'elle ; il échappe donc aux variations de compression plus ou moins prononcées, conséquence de la flexion de la tête préchordale.

Il en résulte que, dans la dysostose crânio-faciale, les déformations morphologiques restent localisées au massif facial supérieur sans s'étendre au massif facial inférieur (Crouzon et A. S. de Santa-Maria).

Comme suite à son expérience de résection d'un muscle crotaphyte chez le Chien, R. Anthony pratiquait chez ce même animal l'avulsion systématique de toutes les dents et pouvait étudier les conséquences morphologiques de l'absence de dents chez les Mammifères, fidèle ainsi à la méthode de morphogénie expérimentale inaugurée par Marey, et profondément imbu des principes directeurs du lamarckisme.

De ses expériences, R. Anthony pouvait tirer les conclusions suivantes :

1) La disparition des dents a pour conséquence immédiate, la réduction des muscles masticateurs ;

2) Au point de vue de la morphologie du crâne osseux, les principaux résultats sont les suivants :

a) Une atrophie notable de la mâchoire inférieure dans son ensemble ;

b) Une réduction et une tendance à l'arrondissement des surfaces articulaires temporo-maxillaires :

c) Un rétrécissement général ;

d) Un allongement général ;

e) Un aplatissement général ;

f) Une inclinaison en avant du plan nuchal ainsi qu'un redressement des plans du trou occipital et de la tente osseuse du cervelet ;

g) Une légère fermeture de l'angle palato-basique.

Ces résultats expérimentaux doivent être rapprochés des observations faites par Dechambre et par Regnault sur un crâne de

---

l'adolescence. Le type morphologique définitif de la face ne se constitue qu'à la période prépubère, donc avant onze ou douze ans. Alors seulement, on peut prévoir le type facial de l'adulte (G. Izard, d'après le Dr P. Gille).

Chien avec absence congénitale de toutes les dents. Les principaux caractères de ce crâne signalés par REGNAULT, étaient les suivants :

Os minces, maxillaires supérieurs étroits, voûte palatine large et plane, crâne fortement voûté, ligne d'insertion supérieure des crotaphytes peu marquée, arcades zygomatiques bien développées, écartées du crâne et fortement concaves en bas : mandibules minces avec fosses massétérines peu marquées, apophyses coronoïdes larges et mousses.

L'étroitesse des maxillaires supérieurs et des mandibules, l'atténuation des surfaces d'insertion des muscles crotaphytes et masséters sont à rapprocher des modifications survenues chez le Chien d'expérience d'ANTHONY. Quant à la plupart des autres caractères, ils semblent être directement ou indirectement plutôt en rapport avec la petite taille de l'animal, objet de l'observation de REGNAULT (crâne d'un Toy-terrier ; c'est-à-dire Terrier de race naine) qu'avec le fait de l'absence congénitale des dents. La voussure crânienne notamment, paraît devoir être rattachée au grand développement relatif de l'encéphale, qui caractérise, dans chaque groupe naturel, les formes de taille réduite.

Envisageant ensuite la disparition des dents comme facteur morphogénique crânien au cours de la phylogénie, R. ANTHONY est amené à conclure que la plupart des caractères essentiels du crâne et de la face, qui différencient dans un même groupe mammalien les formes édentées par rapport à celles qui sont munies de dents (allongement, rétrécissement et surbaissement du crâne — allongement et recourbement de la face vers le bas — disparition de la concavité sous-frontale — atrophie de l'arcade zygomatique — inclinaison en avant du plan nuchal et de celui du trou occipital — redressement de la tente osseuse du cervelet — diminution d'étendue et effacement des surfaces d'insertion des crotaphytes et des masséters — arrondissement des surfaces articulaires temporo-maxillaires — réduction de la mâchoire inférieure dans son ensemble, sauf dans le sens de la longueur et des apophyses coronoïdes en particulier), s'obtiennent à l'état d'ébauches chez un Chien qu'on prive systématiquement de ses dents, à partir du moment de leur éruption.

Il y a donc lieu de penser que ces caractères héréditairement fixés chez les Fourmiliers et les Pangolins, par exemple, et qui possèdent de ce fait une valeur incontestable et incontestée au point de vue de la caractérisation zoologique, constituent des adaptations morphologiques à la condition que l'*absence de dents* réalise. Si l'expérience d'ANTHONY ne nous permet pas de comprendre dans une mesure suffisante les processus mécaniques suivant lesquels ces caractères ont pu s'établir au cours des âges, s'enchaîner et se conditionner les uns les autres, elle nous permet cependant d'entrevoir leur cause déterminante probable.

Nous entrevoyons, en outre, la puissance des arguments que sont susceptibles de fournir aux théories lamarckiennes, les expériences de morphogénie.

LIVRE III

La dent
Le développement de la dent

LIVRE III

La dent
Le développement de la dent

Pour comprendre la structure de certains organes d'animaux aussi évolués que les Mammifères, on est souvent obligé de faire appel à des groupes primitifs, plus simples, qui les ont précédés dans la lignée.

C'est ainsi que l'on considère le *poil* des Mammifères, comme étant un dérivé des *organes sensoriels tégumentaires* des Vertébrés aquatiques, Batraciens et Dipnés.

Il en est de même pour la *dent*. La *dent* et *l'écaille placoïde* telle qu'on la rencontre chez les Sélaciens, ont une structure et une origine tout à fait semblables.

Structure de l'écaille placoïde d'un Sélacien :

L'*écaille placoïde* a une double origine : mésodermique et ectodermique. Elle est formée d'une part, par un *bourgeon dermique* (donc origine mésodermique) qui forme à sa surface une couche osseuse constituée par une substance appelée *dentine* ou *ivoire;* ce bourgeon dermique est recouvert d'autre part par une *couche épidermique* (donc origine ectodermique) qui sécrète à sa face interne une couche d'*émail* qui se superpose à la couche osseuse (Fig. 23).

L'écaille, une fois formée, vient faire saillie à la surface du tégument. Chez les Sélaciens, les dents insérées sur le bord des maxillaires se forment d'une façon qui est essentiellement la même que celle des écailles cutanées (Fig. 24).

Développement de la dent d'un Mammifère .

Chez l'embryon, l'épithélium de la muqueuse buccale s'enfonce au niveau du rebord buccal des maxillaires pour former une longue bande continuë qui gagne en profondeur le mésenchyme, constituant *le mur plongeant.*

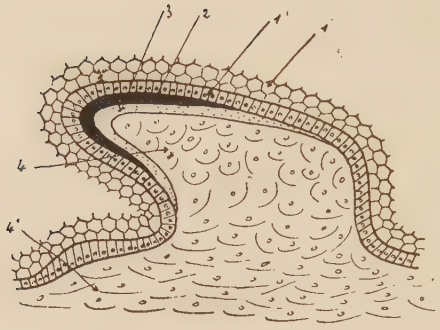


Fig. 23 – Développement d'une écaille placoïde de Sélacien

1 – épiderme.
1' – assise génératrice de l'épiderme.
2 – émail
3 – ivoire.
4 – bourgeon dermique.
4' – derme.

Ce *mur plongeant*, primitivement continu, forme, par fissuration ultérieure, le *sillon labiogingival* qui sépare la lèvre de la gencive.

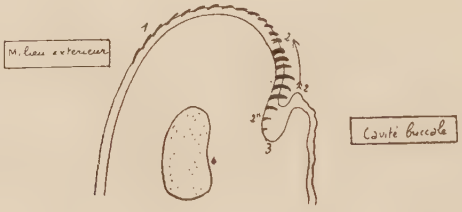


Fig. 24 – Coupe longitudinale de la mâchoire inférieure d'un Sélacien. Les écailles placoïdes (1) qui recouvrent le corps, ont la même origine que les dents (2, 2') dont on voit les bourgeons (2'') à l'intérieur de la crête dentaire (3). Les Sélaciens sont des Poissons cartilagineux, et la coupe intéresse le cartilage de Meckel (4).

Sur la face gingivale interne du mur plongeant, naît une seconde lame épithéliale, la *lame dentaire*, ou *mur dentaire*, continue également tout du long de la mâchoire.

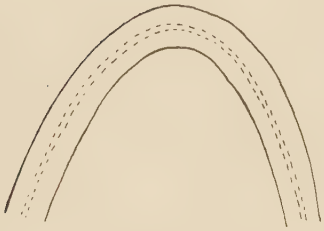


Fig. 25 - Rebord buccal d'un maxillaire avec le sillon dentaire

Sur la lame dentaire croîtront des nodules épithéliaux, bientôt creusés en cloches à leur extrémité et enserrant une masse mésenchymateuse. Ce sont les *bourgeons dentaires*, les uns de première dentition, les premiers apparus, les autres de seconde dentition, plus tardifs (Fig. 26).

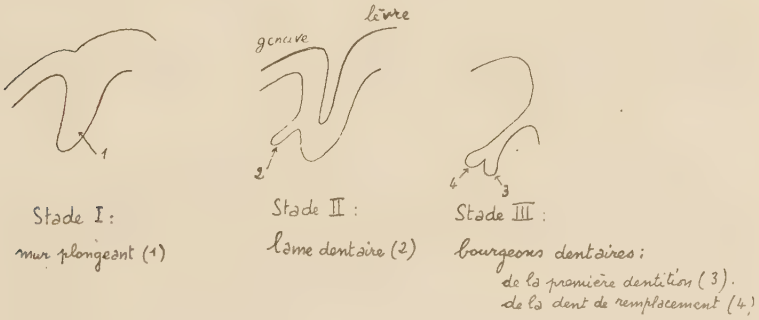


Fig. 26 - Formation des bourgeons dentaires.

Evolution des bourgeons dentaires (Fig. 27) :

Un bourgeon dentaire comprend : *une masse épithéliale* en forme de cloche, avec un mince pédicule la rattachant à la lame dentaire : c'est la *cloche adamantine* : cet organe sécrètera l'*émail;* une *papille conjonctive*, origine de la pulpe et de la dentine, et une *enveloppe conjonctibe*, ou *sac*, entourant tout le bourgeon et origine du *cément*.

La dent est une formation profonde secondairement revenue en surface où elle s'est recouverte d'émail sécrété par l'épiderme. C'est un reste de l'*exosquelette* primitif, à l'origine de l'*endosquelette* des Vertébrés, et partant, phylogénétiquement, la dent est une formation très ancienne, ayant acquis sa structure histologique au Dévonien. Cet organe complexe, d'origine mixte ectomésodermique, est un os de texture particulière et nous ne pourrons bien comprendre sa structure et son rôle biologique dans

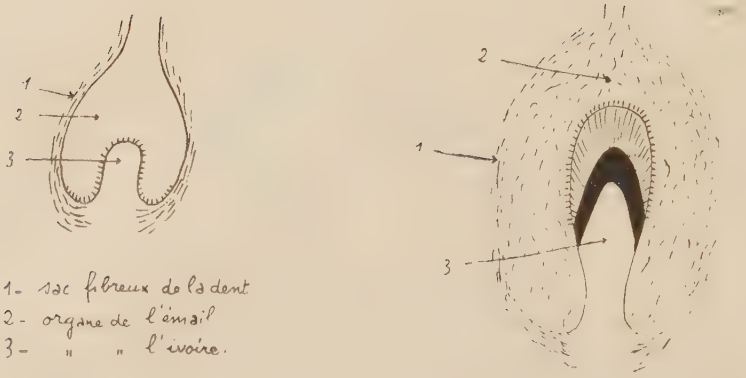


Fig 27 - Evolution du bourgeon dentaire -

l'ensemble de l'organisme qu'après avoir rappelé les propriétés fondamentales du tissu osseux, telles que les ont bien mises en évidence R. Leriche et A. Policard.

1° *Le tissu osseux. Ses propriétés fondamentales :*

Le tissu osseux doit être considéré comme dérivant du *tissu conjonctif;* on y retrouve l'élément essentiel de ce tissu, *la matière collagène* qui, par ébullition ou hydrolyse, donne de la gélatine, de la colle. Or, une des caractéristiques de la substance conjonctive, ce sont ses *mutations faciles et fréquentes*, c'est essentiellement sa *labilité*. « La notion de cette origine conjonctive domine tous les problèmes de la croissance de l'os et de sa régénération » (Leriche et Policard). On a assimilé le tissu osseux à du *ciment armé*, les fibrilles conjonctives représentant l'armature métallique, présentant une souplesse remarquable, et la matière fondamentale calcifiée représentant le ciment. Plus la trame des fibrilles conjonctives non orientées, ou *tramule* en feutrage épais, est fine, plus la valeur mécanique de l'os est grande. Ces fibrilles donnent à l'os une ténacité non dépourvue d'élasticité, les sels calcaires lui apportant sa rigidité.

La métaplasie osseuse d'un territoire conjonctif : c'est un phénomène très complexe dont un schéma nous donnera une idée simple. Leriche et Policard voient, dans la métaplasie osseuse, trois phases :

a) *Œdème du tissu conjonctif :* c'est un exsudat fibrineux, gélatineux : *suc osseux* des anciens auteurs. Cet exsudat humoral se manifeste « le plus loin possible des capillaires sanguins qui centrent les espaces conjonctifs non ossifiés; à leur voisinage immédiat, où la stagnation interstitielle est moindre, il n'y a pas formation d'os » (Leriche et Policard).

L'œdème s'accompagne d'une métaplasie embryonnaire du tissu conjonctif : augmentation du feutrage fibrillaire, substance fondamentale abondante, nombreuses cellules (ou fibroblastes) volumineuses, anastomosées entr'elles par quelques prolongements. Ainsi, un *milieu ossifiable* est créé.

b) *Formation d'une matrice hyaline :* dans le milieu ossifiable apparaît la substance préosseuse ou ostéoïde : infiltration de nature chimique encore obscure, qui épaissit la substance interfibrillaire ; il se forme ainsi une sorte de *matrice hyaline* tenace et élastique, très calcifiable (Muller) ; ses travées présentent la disposition des futures travées osseuses. Cette infiltration se fait toujours *le plus loin possible des vaisseaux* qui centrent les espaces conjonctifs.

c) *Phase de l'imprégnation calcaire :* peu après leur apparition, le travées en leur centre s'infiltrent de sels calcaires qui les rendent dures. Cette calcification n'amène aucune modification morphologique, mais produit des modifications profondes au point de vue fonctionnel (Leriche et Policard).

La substance osseuse est la résultante de la combinaison organique d'un élément minéral et d'un élément protéique (Leriche). En ce qui concerne l'*élément minéral*, le *phosphore* est l'élément essentiel sous la forme *carbonatoapatite*. L'ensemble constitue le *sel de l'os :* mélange essentiellement variable et non une combinaison stable et définie.

D'où vient *cet élément minéral ?* Normalement, dans la vie physiologique et plus spécialement à l'époque du développement, les éléments minéraux viennent du dehors, mais parfois ils peuvent être tirés des sels libérés par la résorption osseuse du voisinage ou par des dépôts calciques anormaux, principalement dans des circonstances pathologiques. — Dans la lymphe interstitielle, le calcium dissous, en présence d'une maquette conjonctive déjà esquissée, *se précipite*, à certains moments, *pour de simples raisons chimiques*. C'est l'opinion de von Korf, défendue par Leriche et Policard. Actuellement, on incline vers le mécanisme chimique, sans intervention d'une activité cellulaire. Le mot « ostéoblaste » est mal choisi. Les cellules n'élaborent point de l'os, même sous une forme élémentaire, puisque la substance osseuse est essentiellement le résultat de la *combinaison extracellulaire* d'un élément minéral avec un élément protéique de la substance fondamentale.

Cet apport minéral au tissu conjonctif des futures zones osseuses dure toute la vie, mais il est plus ou moins intense suivant les époques ; l'ossification, en nous, n'est jamais faite une fois pour toutes : constamment, l'os qui vient d'être fait se défait et de l'os nouveau apparaît pour le remplacer. L'os est essentiellement *instable* et cette instabilité correspond à des exigences profondes de la vie : « *l'os* n'est qu'un *grenier* interposé sur le mouvement continu du cycle calcique » (Leriche).

Quant à l'*élément protéique* nous sommes moins bien fixés à son sujet. Au niveau des zones conjonctives qui vont s'ossifier, il y a

toujours un remaniement protéique, une condensation des fibres collagènes, des modifications de la substance interfibrillaire qui devient plus homogène, plus réfringente qu'elle n'était auparavant. On nomme ce nouvel état : *substance préosseuse*, qui répond en fait à un état physico-chimique de la substance interfibrillaire préalable à l'ossification. Cet état nouveau est chimiquement caractérisé par une substance appelée habituellement *osséine*. Quand la substance interfibrillaire est ainsi modifiée, la matrice protéique est prête, on est à la veille de l'apparition de la substance osseuse, fruit de l'union protéique et minérale.

Comment les sels minéraux quittent-ils le milieu de la lymphe pour aller sur l'élément protéique, qu'est-ce qui les détermine à quitter le milieu humoral ?

Il faut, pour qu'ils quittent les humeurs qu'il y ait rupture de leur équilibre humoral.

Comment se fait cette rupture ?

En 1923, un chimiste anglais montra que dans toute zone d'os en voie de croissance et se calcifiant activement, on pouvait mettre en évidence une enzyme, une *phosphatase* apte à dédoubler les esters de l'acide phosphorique, en mettant celui-ci en liberté. Cette phosphatase serait fabriquée par les ostéoblastes et dériverait de l'activité cellulaire.

Dans l'os, la richesse en enzyme des différentes zones histologiques est proportionnelle à l'intensité des processus d'ossification dont elles sont le siège. Dans l'os embryonnaire, la phosphatase n'apparaît au cours du développement qu'avec les premiers points d'ossification. C'est ainsi qu'on la voit apparaître en premier au niveau des sommets des cuspides de la dent en formation.

Mais on a pu démontrer que ce n'est qu'à des périodes exceptionnelles (au début du développement) que l'activité enzymatique est grande. En dehors de ces périodes, le sel de l'os se forme sans mise en jeu du processus auquel commande la phosphatase, par la fixation directe de molécules préformées et d'ions apportés par les humeurs. La phosphatase paraît être simplement un facteur d'accélération de la calcification.

Une série de facteurs peuvent, en effet, en dehors de la phosphatase, expliquer la brusque fusion des deux éléments en présence. — On a dit que la fixation dépendait de la teneur en acide carbonique de la lymphe locale. Jean Roche y voit un mécanisme possible, non forcément un mécanisme réel. — On a parlé des variations du pH. Ce serait la réaction acide, neutre et alcaline du milieu en ossification, qui réglerait la mise en solution ou la précipitation des sels de calcium. La fixation du calcium sur l'albumine du futur tissu ostéoïde ne serait possible que si ces albumines avaient un caractère *acide*. Il faudrait pour cela que la réaction du milieu tissulaire fût dans le sens de l'alcalinité par rapport au point isoélectrique du sérum.

Or, normalement, les tissus ont vis-à-vis le sang, une réaction plus acide qui est due à la présence d'acide carbonique et de divers acides provenant du métabolisme tissulaire. Ces acides sont

neutralisés par les alcalins du sang, ce qui tend à maintenir constante la réaction tissulaire.

Dans les états d'acidose, quand le sang est déjà surchargé d'acide, cette neutralisation n'est plus possible, l'acidité tissulaire augmente, d'où inaptitude des protéines à fixer le calcium.

Pour le tissu osseux, en voie de formation, la neutralisation est une nécessité.

Rabl a pensé que plus la réaction du sang est acide, plus il passe de calcium en solution; plus elle est alcaline, plus il se dépose de calcium.

Il est certain que la réaction alcaline favorise la calcification. Mais nous ne savons rien du pH dans les points de l'organisme où se forme la substance osseuse. Et nous ne savons pas comment étudier les variations de la concentration en ions hydrogène à leur niveau.

Peut-être les variations du pH interviennent-elles, surtout, dans le maintien ou dans le départ de la substance osseuse et plus que dans sa formation première.

On a parlé de l'*affinité spécifique* de la matrice conjonctive pour les sels de calcium. Par l'expérience, Pfaundler est conduit à admettre une fixation physique, une adsorption sélective. Il y aurait dans les tissus une substance protéique calcaffine. L'essence même du processus de l'ossification consisterait en la formation par les ostéoblastes d'une substance protéique encore inconnue, douée d'une forte affinité pour le calcium et sachant le fixer. Ainsi, cette substance conjonctive jouerait le rôle principal dans l'ossification, le calcium étant plus passif, plus secondaire si l'on peut dire.

Eléments extrinsèques favorisant et déterminant la fixation calcique sur l'élément protéique :

Si l'*apport phospho-calcique* par l'alimentation n'est pas suffisant, si les deux éléments ne sont pas dans leur rapport normal sous une forme organique que, seul, l'être vivant peut élaborer à l'aide des matériaux qu'on lui fournit, l'ossification n'a pas lieu; la substance osseuse ne se forme pas ou se forme mal, bien avant que le rachitisme n'apparaisse. Egalement, si *les conditions protéiques* ne sont pas suffisantes, même en présence d'un apport phospho-calcique convenable, la formation de la substance osseuse n'a pas lieu par déficit conjonctif. Mais cette dernière face du problème n'a pas été abordée expérimentalement comme la première.

De plus, *la lumière solaire*, par ses radiations ultra-violettes, est nécessaire à la formation de la substance osseuse.

Il est encore un autre facteur essentiel à la formation de la substance osseuse : la présence de la *vitamine D*.

Il semble aussi que la *vitamine C*, ou acide ascorbique, soit utile à la formation de la substance osseuse.

Enfin, l'*activité musculaire* est un facteur favorisant. A. Verne a pu écrire que le contact du tissu musculaire paraissait nécessaire pour l'apparition de l'os.

Les os ont une fonction mécanique primordiale mais le tissu osseux représente, lui, biologiquement, autre chose. Il est une unité physiologique, en tant que *réserve minérale* (Leriche). Les mères raréfient leurs maxillaires, déchaussent leurs dents, font des raréfactions costales ou des raréfactions dans la masse du rocher, qui les conduit à l'otospongiose, ou parfois de l'ostéomalacie, au moment où elles construisent le squelette de leur enfant, comme si elles prenaient alors dans leurs propres réserves. De par la pathologie, on est conduit à cette notion essentielle que *partout où elle est, la substance osseuse est une réserve labile* (Leriche). C'est la physiologie contemporaine des parathyroïdes qui a montré qu'il en était bien ainsi. L'hormone parathyroïdienne libère à tout instant au niveau du squelette les composés calciques dont l'organisme a besoin. La substance osseuse est une réserve dans laquelle l'organisme puise au prorata de ses besoins. Le squelette entier est une sorte d'unité physiologique ; tous ses éléments sont solidaires entre eux, face à la résorption physiologique (Leriche). Celle-ci prend de façon diffuse, un peu partout, dans le tissu osseux, entité globale. Au regard de la fonction parathyroïdienne, nos os sont un tout, malgré leurs individualités de forme et de siège. Et l'on s'imagine mal comment se fait cette harmonie dans la prise physiologique minérale incessante. Pas plus d'ailleurs que l'on n'imagine les mécanismes régulateurs de la reconstruction sans arrêt qu'elle exige pour que le squelette se maintienne comme il le fait. La substance osseuse étant le réservoir minéral que gouverne la parathormone, dans de nombreux états osseux de raréfaction, il faut regarder du côté endocrinien (Leriche).

Le tissu osseux, adaptation métamorphique du tissu conjonctif, continue à participer à la vie conjonctive. Cette vie conjonctive, c'est celle du milieu intérieur et elle a deux aspects : d'une part, elle assure le bon comportement de l'os en tant que tissu conjonctif, c'est-à-dire une vie régulière avec nutrition et désassimilation dans l'harmonie du plan directeur, d'autre part, elle participe à la vie de l'ensemble de l'organisme.

En tant que tissu conjonctif, le tissu osseux subit, au moins dans sa trame conjonctive, l'influence de tous les produits du métabolisme à action conjonctive et surtout l'influence des hormones à destinée mésenchymateuse. Il est vraisemblable que, normalement, les produits de l'activité du lobe antérieur de l'hypophyse, de l'activité du corps thyroïde, peut-être ceux du thymus, ceux des glandes sexuelles, agissent sur le conjonctif intra-osseux comme sur tout le système conjonctif, soit en exaltant les qualités vitales, soit en les diminuant. Et probablement ainsi, ces glandes influencent directement la qualité de la substance osseuse. Ceci

concerne les variations possibles de qualité de l'élément protéique qui participe à la formation de la substance osseuse. Mais la vie essentielle du tissu osseux, c'est sa vie de tissu ayant en dépôt des substances minérales indispensables à l'équilibre du milieu intérieur. L'os se remanie constamment. Deux faits ne nous permettent pas de douter de l'extraordinaire labilité du tissu osseux (Leriche) :

Tout d'abord, l'*action de l'hormone parathyroïdienne* qui, sans cesse dans la vie physiologique, détruit l'os pour maintenir constant le taux du calcium tissulaire et qui détruit surtout l'os de plus récente formation.

Ensuite, l'*étude physio-pathologique des maladies osseuses de l'Homme*, qui montre qu'en toutes circonstances, l'os se défait et se refait, et que rien n'est moins stable que son apparente immutabilité.

La physiologie actuelle nous enseigne que l'os s'use pour répondre aux besoins de la vie du monde intérieur de l'Homme.

Si nous avons rappelé ces données générales sur la physiologie du tissu osseux, c'est que nous pensons bien que la dent est de l'os et qu'elle s'intègre dans notre squelette, c'est aussi que ces notions nous sont indispensables pour bien comprendre la pathologe dentaire. En effet, la Stomatologie est un champ admirable pour l'observation analytique des phénomènes de la vie osseuse. — Cahn ayant mis des animaux à des régimes capables de provoquer du rachitisme et de la carie dentaire, a constaté que la première modification visible était la dilatation des vaisseaux sanguins, suivie de l'exsudation du sérum à travers les capillaires devenus plus perméables. Un peu plus tard, est apparue une décalcification dentaire. Puis la raréfaction se précise et, bientôt, la carie est installée. Mahé montre sur une dent apparemment saine, un retrait calcique profond qui vient enrichir le tissu pulpaire où apparaît une calcification. Une canine, saine en apparence, possède dans sa chambre pulpaire un véritable calcul calcique, dépôt calcaire au voisinage d'une lésion de décalcification.

Comme l'écrit Leriche, le squelette entier est comme une unité physiologique au service du milieu intérieur et de la vie tissulaire.« Au lieu d'être, pour nous, un tissu indépendant n'ayant que des fins squelettiques de statique et de mouvement, il est devenu l'élément fondamental du cycle du calcium, une énorme réserve interposée sur la trajectoire d'un mouvement continu qui va du calcium digestif au calcium tissulaire, réserve sans laquelle la vie n'aurait ni son équilibre, ni son harmonie, sans laquelle notre sensibilité et peut-être nombre de nos sensations n'auraient pas leur saveur propre. »

La dent, c'est de l'os, mais un os spécial comme nous le verrons. Son développement, son anatomie et sa physiologie normale et pathologique, en font un élément du squelette et, à ce titre, il semblerait qu'elle pût s'intégrer dans le cycle calcique de notre économie.

Nous ne comprenons pas pourquoi dans tous les traités d'anatomie humaine et animale, on l'étudie avec l'appareil digestif;

certains, même, l'étudient avec les productions de la peau au même titre que les ongles et les poils.

Nous n'ignorons pas les corrélations qui existent entre la dent et l'appareil digestif, leur développement est en rapport avec le mode d'alimentation. Mais n'existe-t-il pas des corrélations entre les dents et les maxillaires (nous avons même pu dire que la dent fait partie intrinsèque de la mâchoire), entre les maxillaires et le crâne ?

L'étude de la dent devrait constituer un chapitre de l'Ostéologie et devrait être faite avec le squelette céphalique.

Avons-nous été habitués à étudier l'encéphale avec les os du crâne ? Or, il est tout aussi indiqué d'étudier la dent avec le squelette que d'étudier l'encéphale avec le système nerveux.

2° *Le tissu dentaire :*

Le tissu dentaire appartient à la grande famille conjonctive, du moins par ses origines : c'est une papille conjonctive qui est coiffée par la base concave du bourgeon épithélial ; c'est du *tissu conjonctif* qui entoure la calotte épithéliale et la papille dentaire ; c'est du *tissu conjonctif* qui constitue la trame fibrillaire de la dentine (von Ebner) et, pour Mummery, la structure fibrillaire de l'ivoire serait constituée par un *réseau conjonctif* délicat dérivé du *tissu conjonctif de la pulpe.* « Il semble pénétrer dans la trame de l'ivoire comme les fibres de Sharpey dans l'os, en passant entre les odontoblastes ; c'est lui qui est le siège de la calcification » (Mummery).

Et Retterer pouvait écrire : « La structure de la substance intertubulaire de l'ivoire rappelle celle de l'os. Il est composé d'un reticulum granuleux et non calcifié, d'une masse amorphe ou hyaloplasma calcifié. »

Le tissu dentaire, comme le tissu osseux, peut être assimilé à du *ciment armé ;* plus le feutrage fibrillaire est ténu, plus l'armature est considérable et plus la résistance mécanique de la dent est grande ; la matière fondamentale calcifiée, qui englobe cette armature fibrillaire, donne à la dent sa rigidité (Léon Frey). Dans l'espace, la dent apparaîtrait comme une arborescence organo-collagénique calcifiée (G. Beltrami).

La métaplasie dentaire de la papille conjonctive : La papille dentaire est un petit territoire conjonctif déjà circonscrit, enserré et conformé par la calotte épithéliale de l'organe de l'émail et par le tissu conjonctif condensé autour de cette calotte et de la base de la papille (Fig. 27). Cet ensemble constitue le *follicule dentaire.*

Ce territoire conjonctif papillaire passe par les phases œdémateuse et hyaline décrites à propos du tissu osseux : l'augmentation du feutrage fibrillaire, l'abondance de la substance fondamentale, l'hypertrophie cellulaire, qui caractérisent la *métaplasie* embryonnaire accompagnatrice de l'*œdème*, puis la constitution de la matrice hyaline, tenace, élastique, apte à fixer les sels

de chaux, sont les manifestations de cette préparation conjonctive à la calcification. C'est cette masse folliculaire demi-molle que Riolan assimilait à un « amas de sperme ».

Ici aussi, les phénomènes préparatoires à la calcification, se font le plus loin possible des capillaires sanguins. La calcification d'une dent en formation est déjà manifeste au maximum d'éloignement des vaisseaux, à la périphérie, alors que plus profondément, à mesure que nous nous rapprochons des vaisseaux, l'hyaloplasma va de la consistance demi-dense à la consistance molle. C'est à la périphérie de la dent que la calcification sera le plus intense.

Pour ce qui est de la troisième phase, celle de l'*imprégnation calcaire*, les phénomènes sont comparables à ceux décrits pour le tissu osseux. Ici aussi, la *calcification* ne provoque aucun changement morphologique — la couronne de la dent future a sa forme bien définie, lorsque la calcification commence à la périphérie — mais produit de profondes modifications au point de vue fonctionnel. La substance dentaire, comme la substance osseuse, est la résultante d'une combinaison organique d'un élément minéral et d'un élément protéique, et ici, ce sont les maxillaires qui fournissent aux futures dents, le matériel calcaire de leur tissu spongieux. Comme le dit L. Frey « les maxillaires n'ont leur raison d'être que pour les dents et par les dents. »

Tout ce que nous avons dit plus haut garde sa valeur ici. *La combinaison organo-minérale détermine la densité dentaire.* Un trouble de l'apport minéral, comme une altération de l'élément organique pourront entraîner une déficience dans la formation de la substance dentaire.

Quel rôle les cellules dites « odontoblastes » jouent-elles dans la calcification dentaire ?

Sous la pression de l'organe prédentaire qui les enserre, les cellules conjonctives de la papille « s'hypertrophient, dit Retterer, et se disposent à la surface de la papille en plusieurs assises de cellules allongées, fusiformes ou prismatiques (odontoblastes) »; leur extrémité périphérique s'allonge démesurement, toujours sous l'influence de cette pression, et constitue la *fibrille de Tomes.* D'autres prolongements cellulaires existent, qui s'anastomosent avec leurs homologues des cellules voisines, mais celui de Tomes demeure le plus volumineux (Retterer). De la sorte, ces multiples prolongements cellulaires anastomosés et les nombleuses fibrilles conjonctives qui constituent la trame fibrillaire de Mummery, forment les uns et les autres un *reticulum à double origine, cellulaire et conjonctive*, qui fait du tissu dentaire un tissu particulièrement complexe sur lequel les auteurs ne sont point d'accord.

L'*odontoblaste* représenterait une forme réactionnelle de la cellule conjonctive en présence des modifications du milieu conjonctif où elle vit; comme l'ostéoblaste, il formerait une substance protéique encore inconnue, douée d'une forte affinité pour le calcium et sachant le fixer.

A leur maximum réactionnel, des cellules papillaires hypertrophiées pourraient même se fusionner et constituer de grands éléments phagocytaires multinucléés : peut-être doit-on y voir les *odontoclastes* décrits par COYNE et CAVALIÉ.

Tant que la cellule conjonctive papillaire est bien vivante, la matrice fondamentale ne se calcifie pas; à mesure que son activité se réduit, la matrice tend à se calcifier : cette calcification se fait toujours le plus loin possible de la cellule et des vaisseaux, c'est à la périphérie qu'elle s'intensifie le plus, c'est toujours au voisinage de la cellule qu'elle est minime ou nulle.

C'est donc toujours de dehors en dedans que la dent se calcifie. En 1896, MORGENSTERN avait constaté sur les dents des jeunes Brochets, l'action retardante des excitations fonctionnelles. Sous leur influence, la dentine reste vasculaire (vaso-dentine) ; dès que ces excitations ne se font plus sentir, la dentine devient *dure, avasculaire*. C'est ainsi que la dentine des bords des dents de jeunes Brochets, ne diffère pas de la dentine des Vertébrés les plus élevés ; la dentine plus profonde qui se rapproche de la zone d'influence de toutes les excitations fonctionnelles, est vasculaire ; c'est une *dentine inachevée* qui n'a pas le temps de devenir avasculaire et dure parce qu'elle est chassée par la dent de remplacement, qui sera chassée, à son tour, dans le continuel remplacement caractéristique de la denture des Brochets.

Si, avec l'âge, la cellule papillaire faiblit, le collagène l'emporte jusqu'à faire de la dent une masse calcaire hyperminéralisée, mais dès que la cellule se trouve en présence d'un collagène vieillissant, la décalcification commence. L'exemple le plus typique est représenté par la décalcification physiologique des dents temporaires.

La décalcification des dents temporaires :

Si le collagène vieillit — *modification de l'élément protéique* — et que l'équilibre se trouve rompu en faveur de la cellule conjonctive (Léon FREY), si l'apport du matériel calcaire devient insuffisant ou nul — *modification de l'élément minéral* — avec une accélération circulatoire supprimant la stase de la lymphe interstitielle, et sous une influence hormonale (corps thyroïde), *la dent se décalcifiera*. C'est ce qui arrive normalement à la dent temporaire à partir d'un certain âge.

Alors que le processus calcificateur progressait de la périphérie vers le centre, loin des influences cellulaires et vasculaires, avec maximum à la périphérie, minimum au voisinage de la pulpe, le processus décalcificateur progressera du centre vers la périphérie, du moins pour la couronne ; pour la racine, à l'action décalcifiante de la pulpe s'ajoutera l'action décalcifiante du tissu de voisinage devenu granuleux (ou *fongus*), et cette action destructrice procèdera par accroissement circulatoire et hyperactivité cellulaire comme dans la décalcification du tissu osseux.

Les processus locaux sont exactement ceux de la décalcification osseuse : à *l'ostéolyse* correspond ici *l'odontolyse*, phénomène

d'halistérèse, appauvrissement du tissu dentaire en sels minéraux, par dissolution, à commencer par les plus solubles. A cet acte physico-chimique fait suite un acte phagocytaire : *l'odontoclasie* qui correspond à *l'ostéoclasie*, et amène une destruction totale.

La *pression continue* entraînant une *résorption osseuse* (Jores) (1), on a voulu faire jouer un rôle à un *facteur mécanique* de pression de voisinage, dans la décalcification de la dent temporaire.

Enfin, les *mutations calciques locales* jouent ici comme dans l'ostéogenèse ; la denture définitive a besoin de matériel calcaire ; celui-ci lui est fourni par le maxillaire et aussi par la denture temporaire en voie de résorption ; comme pour le tissu osseux, il y a *surcharge calcique locale* et *transport local* d'un calcaire solubilisé.

Conséquemment, si l'élément protéique demeure en équilibre conjonctivo-cellulaire, une dent de lait dont la remplaçante n'existe pas, n'a aucune raison de se résorber. Si l'équilibre conjonctivo-cellulaire vient à se rompre, la résorption a lieu.

Mais *tissu dentaire* et *tissu osseux* sont-ils foncièrement identiques tout du long de la vie d'un organisme ? Leur destinée fonctionnelle différente permet-elle de les intégrer, au même titre, dans le cycle calcique de notre économie ?

Question à laquelle Léon Fredy a répondu éloquemment en disant que l'os est *labile* et la dent adulte, *stabile*.

Si le tissu osseux remplit un rôle mécanique, en outre, étant entièrement inclus dans le milieu intérieur, il constitue une réserve dans laquelle l'organisme puise au prorata de ses besoins ; sa labilité est sans cesse sollicitée par les hormones à destinée minérale (parathormone) et à destinée mésenchymateuse (L. A. de l'hypophyse, corps thyroïde, thymus).

Or, le rôle de la denture est exclusivement mécanique, et sa fonction exige qu'elle soit en partie extériorisée. La dent ne va plus avoir de vitalité, c'est-à-dire de rapport avec le milieu intérieur, que par ses attaches profondes à la paroi de l'alvéole et par la vie intrapulpaire qui, elle-même, va se ralentissant avec l'âge.

Si la *partie extériorisée* de la dent (couronne) est uniquement adaptée à sa fonction mécanique et, hyperminéralisée, sans aucune vitalité, la *partie interne* de la dent (racine) est fonction, avant tout, de ce rôle mécanique, et sa vitalité sera d'autant plus diminuée que les exigences mécaniques seront plus grandes : c'est ainsi que le *ligament circumradiculaire de Malassez* que Ranvier a assimilé à de la moelle osseuse, soumis à des pressions intermittentes, évolue sur ses deux faces en tissu osseux : sa face

(1) Cette loi, concernant la croissance des os, a été énoncée, pour la première fois, par Delpech, de Toulouse, en 1828, puis par Wolff : « Partout où les cartilages diarthrodiaux transmettent une pression anormalement diminuée, le cartilage de conjugaison voisin entre en hyperactivité » et réciproquement.

radiculaire élabore le cément, sa face maxillaire élabore le procès alvéolaire, et ces deux os auront une densité d'autant plus grande que la fonction mécanique sera plus active.

La vitalité de la *dent interne*, seule en relation avec le milieu intérieur, régressera avec l'âge, l'équilibre conjonctivo-cellulaire de l'élément protéique ayant tendance à se rompre au profit du collagène, phénomène qui s'accompagne d'une hyperminéralisation : c'est ainsi que la racine de la dent jeune, par sa périphérie, subit d'une manière constante, comme le tissu osseux, les influences calcifiantes ou décalcifiantes, locales ou générales, déjà décrites ; par son canal, elle est conductrice des éléments vasculo-nerveux de la pulpe ; or, dans la dent adulte, la cellule faiblissant avec l'âge, le collagène l'emporte et l'organe s'hyperminéralise ; en conséquence, le canal radiculaire rétrécit peu à peu sa lumière, les relations avec le milieu intérieur diminuent, ce n'est plus qu'une *vie au ralenti*, favorable à la minéralisation, et, par sa pulpe, la dent âgée ne va plus avoir que des rapports minimes avec le reste de l'organisme, elle devient un *organe stabile* (Léon Frey). Tandis que l'os continue à jouer son double rôle mécanique et biochimique parce qu'il demeure un *organe labile*, la dent tend à s'isoler du milieu intérieur et partant à diminuer sa vitalité, son dynamisme biologique, elle tend à la stabilité et devient un organe à fonctions exclusivement mécaniques.

Cette tendance à l'indifférence est manifeste en pathologie : à partir d'un certain âge, ni la tuberculose, ni la syphilis, ni les toxi-infections ne peuvent réagir sur la valeur calcaire de la dent.

Mais la dent ne meurt pas (Cruet), elle ne devient jamais un corps étranger pour l'organisme : si sa vitalité pulpaire se réduit, sa vitalité périradiculaire demeure intacte : cément, ligament de Malassez et procès alvéolaire participent toujours à la vie d'os.

Ce qui est propre à la dent, c'est son extériorisation partielle, par la couronne, dans le milieu buccal où est sécrétée la salive, et elle va être exposée à en subir toutes les atteintes.

C'est maintenant que nous pensons devoir étudier *l'organe de l'émail*.

Il est admis classiquement que les cellules de la calotte épithéliale, du côté de la papille conjonctive, ou *adamantoblastes*, se transforment en prismes d'émail ou encore sécrètent une substance qui, d'abord fluide, cristallise et se calcifie pour constituer l'émail.

Prenant a décrit des *cils* sur l'extrémité interne des adamantoblastes et sur l'extrémité externe des odontoblastes ; l'ivoire dériverait de ces deux groupes cellulaires ciliés, en même temps que la bordure ciliée des adamantoblastes produirait l'émail.

Retterer pense que l'organe de l'émail, ou *organe prédentaire*, ne produit pas l'émail mais qu'il circonscrit et enserre la papille conjonctive. C'est la pression qu'il exerce sur elle qui détermine la métaplasie des cellules conjonctives. Alors que les classiques

admettent que les éléments de l'organe de l'émail s'atrophient après avoir produit l'émail, Retterer admet que les cellules épithéliales de l'organe prédentaire continuent à évoluer et se transforment pour la plupart en tissu réticulé, puis conjonctif, pour former la majeure partie du ligament dentaire.

Des travaux de Retterer nous pouvons retenir que l'organe prédentaire enserre la papille conjonctive qui va se calcifier, comme le périoste qui entoure la future diaphyse. De même que le périoste limite et bloque l'ostéogenèse, de même l'organe prédentaire limite et bloque l'odontogenèse (L. Frey).

Leimgruber de Berne, dans son étude de la maladie de la *carie*, considère le système physiologique sang-dent-salive en équilibre biologique comme bien d'autres systèmes dans l'organisme, et c'est, pour lui, la rupture de cet équilibre, qui crée la carie. Il est alors amené à concevoir l'émail sous une forme et d'un point de vue qui doivent s'avérer riches de promesses.

L'émail se compose de deux cristallisations différentes : un cristal inorganique, l'hydroxyle-apatite ; un cristal organique, concrétion d'une protéine encore mal définie. L'émail est le produit de cellules vivantes, les *améloblastes ;* la substance organique du prisme adamantin terminé, n'est plus du protoplasma, mais un dérivé protoplasmatique effectuant son état définitif en dehors du corps de la cellule qui lui a donné naissance. La cristallisation achevée des deux composantes les inertie dans leur état ; elles ne peuvent plus être modifiées.

L'émail se trouve à la limite de séparation de deux milieux liquides aux propriétés différentes : l'un intérieur, le sang ; l'autre extérieur, la salive, et de ce fait constitue le *diaphragme* qui sépare ces deux milieux. Or, lorsqu'un diaphragme sépare des milieux aux propriétés physico-chimiques différentes, le système milieu intérieur-diaphragme-milieu extérieur tend à réaliser et à maintenir un état d'équilibre propre au système donné. Lorsqu'un tel système tend à réaliser son équilibre, il s'y produit des phénomènes électro-cinétiques ou *électro-endosmose.* Nous connaissons d'autres phénomènes d'électro-endosmose dans l'organisme ; pour ne retenir qu'un exemple, citons le système érythrocyte-sérum sanguin lors de la résorption tubulaire de l'eau dans le rein.

Grâce à la mesure des potentiels d'électro-endosmose de l'émail il fut possible de prouver que celui-ci est effectivement un diaphragme et que *in vivo* il doit fonctionner comme tel. On a pu établir que l'émail isolé possède une charge électrique négative, que cette charge peut devenir positive et que le point isoélectrique de l'émail se situe dans la région du pH 4, 5 (Klein et Amberson, Leimgruber).

Ainsi, la dent est un système biologique dont l'émail constitue le diaphragme.

Mais ce système n'est pas un système chimique fermé en équilibre statique, c'est un système biologique ouvert en équilibre essentiellement dynamique, constitué par une suite d'équilibres particuliers.

La structure du diaphragme — de l'émail — qui est une fonction de l'équilibre du système, pourra varier entre des limites physiologiques pouvant devenir pathologiques.

La dent atteint le maximum de son équilibre biologique à la fin de sa maturation postéruptive; à ce moment, la résistance est maxima. Considérons une dent qui ait atteint cet équilibre; remplaçons le milieu physiologique extérieur (la salive) par une solution d'acide. L'émail devrait théoriquement se dissoudre. Or, il ne se dissout pas parce que la dent se trouve effectivement au maximum de son équilibre biologique .

L'émail, dès son apparition en bouche, effectue une maturation et cette maturation correspond à sa fonction dans son système biologique, fonction dont l'idéal est l'équilibre biologique complet.

En quoi consiste la maturation de l'émail?

Comme nous l'avons vu, le prisme de l'émail est composé de kératine et d'hydroxyle-apatite, mais ces deux composantes cristallines n'existent pas juxtaposées l'une à côté de l'autre; bien au contraire, Leimgruber a montré que les deux composantes de l'émail, là où elles sont en contact l'une avec l'autre, sont intimement reliées entr-elles et que cette liaison ou point d'attache est d'une importance très grande pour le comportement clinique de la dent et permet seul d'intégrer la dent dans un système biologique.

Le point d'attache de l'émail ayant effectué sa maturation, est totalement différent dans sa structure et ses propriétés du point d'attache de l'émail prééruptif, et la maturation de l'émail consiste essentiellement en la modification du type des points d'attache.

Email immature. — Entre les deux composantes, organique et minérale, se trouve une liaison hétéropolaire de cohésion, ou enveloppe commune d'hydratation, sensible aux variations du pH, impropre à assurer l'équilibre biologique du système dentaire, et l'émail est voué à la carie.

Maturation. — Pour établir cet équilibre et remplir physiologiquement sa fonction, l'émail modifie la structure des points d'attache entre l'hydroxyle-apatite et la protéine. Le fluor va détruire la liaison hétéropolaire de cohésion, et s'intègrera à l'apatite en tant qu'élément de substitution équivalent au groupement hydroxyle qu'il libère. Des ponts sulfurés vont créer des points d'attache du type homéopolaire de valence. Il s'édifie un prisme d'organo-apatite absolument résistant. Dès lors l'émail en tant que diaphragme dans le système biologique sang-dent-salive, possède la structure adéquate à l'équilibre biologique normal.

Si le milieu extérieur (salive) ou le milieu intérieur (sang) subissent des modifications qui ne les rendent plus aptes à maintenir cet équilibre, le système deviendra pathologique et, de ce fait, de nouveau sensible aux causes directes de la carie.

Qu'est, en définitive, une *dent ?*

Elle nous apparaît comme un corps dur, logé dans les maxillaires, dont la fonction principale, chez l'Homme comme chez la plupart des Vertébrés, est la comminution des aliments.

L'étude de l'évolution phylogénique et ontogénique de la dent nous démontre que celle-ci est le produit de la réaction muqueuse buccale et des tissus sous-jacents, aux excitations provenant de l'exercice de la fonction, et organisé par calcification pour la résistance. La dent ainsi considérée est biologiquement analogue à un Mollusque à coquille. Les Mollusques sont des animaux à corps mou protégé par une coquille calcaire ; celle-ci apparaît comme la partie la plus intéressante mais n'est, dans la réalité, qu'une simple carapace que l'animal vivant s'est édifié lui-même pour sa protection. Ainsi en est-il pour la dent. La partie essentielle vivante est le corps mou : la *pulpe* avec ses prolongements dentinaires ; *l'ivoire, l'émail, le cément* sont des éléments de la carapace qu'elle-même se bâtit par réaction fonctionnelle aux excitations et aux actions externes.

La dent est un organe mou, transformation et organisation, dans la presque totalité, du tissu conjonctif, secondairement calcifié de façon de plus en plus parfaite et intensive de la périphérie au centre. L'ivoire n'est pas une substance homogène, percée de trous par où passent des ramifications des odontoblastes qui sécrètent la substance minérale, c'est le produit de la calcification des fibres et des fibrilles conjonctives enchevêtrées en un lacis extrêmement serré. Les canalicules de l'ivoire ne sont pas des tubes homogènes, mais des formations calcaires autour de la fibre du fibrilloblaste, extrêmement denses et bien formés à la partie périphérique complétement calcifiée, mais de moins en moins parfaits à mesure qu'on les considère de plus en plus proches de la prédentine, c'est-à-dire de la couche de substance fondamentale en voie de calcification de la dentine en formation.

La dent vue dans l'espace apparaît comme une arborescence organo-collagénique calcifiée.

Cet organe, c'est-à-dire cet ensemble de tissus spécialisés pour une fonction (ici la résistance aux forces de la mastication) n'est pas isolé, indépendant. Il est en connexion synergique, anatomique et physiologique avec les tissus environnants. A sa naissance dans la série animale, la dent, pour accomplir sa fonction uniquement préhensile en milieu aqueux, était simplement rattachée aux maxillaires cartilagineux sous-jacents par de simples tractus fibreux, comme chez les Sélaciens. Chez les Vertébrés terrestres et surtout chez les Mammifères, elle se fixe et s'étaie solidement pour accomplir le dur travail de la fonction masticatrice. Autour d'elle le tissu conjonctif se transforme et s'organise à son tour, se calcifie pour résister aux forces qui s'appliquent sur lui et ainsi se bâtit, autour de la dent, une gaine osseuse qui la soude aux maxillaires sous-jacents devenus, sous l'influence du travail, des os puissants. Le jeu de la dent pendant

la mastication crée entre les deux un système articulaire. L'alvéole est fonction de la dent, naît avec elle, vit de sa vie, et disparaît après elle (G. Beltrami).

Cette conception fondée sur la phylogénie, confirmée par l'embryologie est parfaitement conforme aux enseignements de la physiologie et surtout de la pathologie.

Ainsi la dent n'est pas indépendante des tissus qui l'environnent. *Isolée, c'est un fragment sans individualité biologique.*

Il y a corrélation intime entre la dent proprement dite et son environnement (son *bâti* - Fr. Beltrami).

Actuellement à la conception de la dent *sensu vulgo*, on a substitué celle de *l'odonton ou système dentaire*, considéré comme formé par :

1° La *dent proprement dite* ou *organum dentale*, comprenant : au centre, la *pulpe :* papille vasculo-nerveuse, persistance du bulbe dentaire, organe formateur, éminemment vivant, en continuité tissulaire et humorale permanente avec l'organisme et entourée par : *l'ivoire :* tissu ostéoïde résultant de la combinaison organique d'un élément minéral et d'un élément protéique ; *l'émail :* tissu de revêtement de la couronne, hyperdensifié, hyperminéralisé, d'aspect vitreux.

2° Le *parodontium* comprenant : le *cément :* formation osseuse accolée à la racine ; le *périodonte :* articulation alvéolo-dentaire ; formé de tissu conjonctif dense parcouru par de puissants tractus fibreux rattachant le cément à l'alvéole ou mieux au *procès alvéolaire*, gaine osseuse soudant cet ensemble à l'os basal, os maxillaire, et à *la gencive*, venant à l'extérieur, comme une fine tapisserie raccorder le tout. (Fig. 28.)

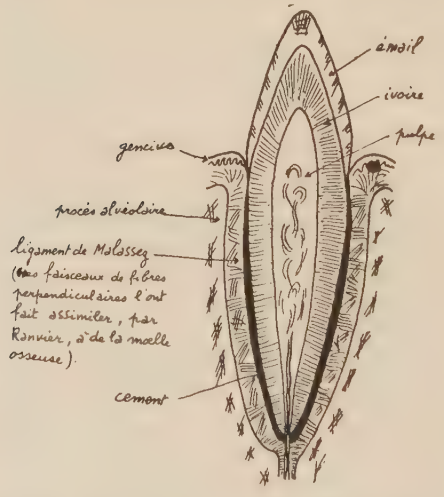


Fig 28 – Coupe sagittale d'une dent, dans l'alvéole (schématique)

Le développement de la couronne dentaire

Ce qui est caractéristique, au point de vue de la morphologie dentaire, c'est la forme des cuspides et leur disposition sur la couronne. Le nombre de ces cuspides varie avec chaque catégorie de dents. Certaines dents, comme la canine, n'ont qu'une seule cuspide; d'autres, au contraire, comme les dents jugales, en ont plusieurs.

La cuspide marque le commencement de toute dent envisagée en tant qu'élément calcifié : c'est un *centre de calcification* analogue au centre d'ossification de la lame pariétale dans le crâne humain, par exemple. Elle se développe du centre à la périphérie en affectant la forme d'un cône plus ou moins surbaissé (Voir fig. 29). Les cuspides se réunissent par leur base constituant la couronne, la racine ne se développant que plus tard.

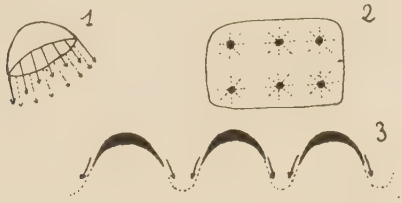


Fig. 29 - Formation, accroissement et réunion des cuspides (d'après Friant)

1. — Une cuspide en voie d'accroissement, en perspective; les flèches indiquent les directions suivant lesquelles elle s'accroît.
2. — Face triturante d'une molaire dont les cuspides se calcifient du centre à la périphérie.
3. — Coupe longitudinale d'une série de cuspides en voie d'accroissement et de réunion. En même temps qu'elles s'accroissent du centre à la périphérie, les cuspides augmentent d'épaisseur dans leur région apicale.

Les dents à croissance continue, c'est-à-dire à pulpe persistante, s'abrasent de très bonne heure. Une dent à croissance limitée, à pulpe fermée, ne s'abrase que dans l'extrême vieillesse ou même ne s'abrase jamais.

Toute dent normalement abrasée telle que la molaire du cheval, des ruminants ou de certains rongeurs (Hystrix, Castors), a toujours débuté par une couronne couverte de cuspides; c'est une règle qui ne comporte aucune exception (Friant).

Pour rendre compte de la *multiplicité des cuspides*, on peut faire intervenir, soit le *bourgeonnement*, soit la *concrescence*, soit *l'excitation* ou *irritation fonctionnelle*.

a) *Le bourgeonnement*, invoqué par les partisans de la théorie dentaire systématique de la *Trituberculie* (Cope et Osborn) est un processus qui ne paraît guère jouer un rôle important dans l'évolution normale. On connaît surtout de nombreuses anomalies par bourgeonnement, parfois héréditaires, qui ne sauraient constituer de véritables dispositions adaptatives.

Si l'on admettait le bourgeonnement, il faudrait encore rechercher la cause dont il dépend (Friant).

b) *La concrescence*, invoquée surtout par les embryologistes, caractérisée par la fusion de deux germes dentaires voisins, aboutit à des anomalies et non à des dispositions anatomiques normales.

b) *La concrescence*, invoquée surtout par les embryologistes, satisfait le mieux l'esprit, que pourrait invoquer n'importe quelle théorie dentaire systématique.

L'irritation fonctionnelle n'a pu s'exercer sur les éléments dentaires qu'antérieurement à l'éruption (Aichel), un organe ne pouvant réagir aux facteurs mécaniques que lorsqu'il est encore en voie de développement, à sa période de malléabilité.

Un os se modifie sous l'action des muscles pendant sa jeunesse ; sa période de jeunesse passée, il est fixé dans sa forme (Anthony).

Ainsi, les facteurs mécaniques qui agissent sur la couronne dentaire ne peuvent amener de réaction adaptatrice de la part de celle-ci, *qu'avant l'éruption*, parce qu'après l'éruption la couronne dentaire n'est plus modifiable en dehors de l'usure qu'elle peut subir (Friant).

Il va de soi que toute réaction individuelle d'un tissu à une action mécanique vient s'intégrer dans le patrimoine des caractères acquis par l'espèce et fixés par l'hérédité.

En ce qui concerne les dents, les actions morphogéniques ne peuvent résulter que des *mouvements de la mandibule* qui font que les mâchoires appuient l'une sur l'autre, se compriment d'une certaine manière suivant leurs crêtes alvéolaires et c'est aux points comprimés que se développent des centres de calcification d'une façon tout à fait analogue à celle dont se développent les os sésamoïdes sur les points des tendons où une compression s'exerce. C'est ainsi que nous ne pouvons pas concevoir autrement l'apparition d'un sésamoïde dans le tendon du jumeau externe, au niveau de la coque condylienne externe, dans le tendon du jambier postérieur un peu en arrière de son insertion scaphoïdienne, dans le tendon du long péronier latéral dans la gouttière du cuboïde.

Les dents commençant à se développer bien avant la naissance, l'excitation résulte de mouvements de la mâchoire inférieure se produisant *in utero*. En effet, le fœtus meut sa mandibule comme il meut ses membres. Ces mouvements de la mâchoire inférieure sont commandés par la forme suivant laquelle se développe l'articulation temporo-maxillaire et cette forme résulte de la fixation, au cours des âges, de caractères commandés par les mouvements masticateurs dont la direction relève à son tour de la nature des aliments. Tous ces caractères sont corrélatifs, liés les uns aux autres, c'est une cascade de corrélations.

Ainsi, la forme d'une dent ne résulte qu'indirectement ou médiatement de la nature des aliments.

Tout en ne niant pas les influences parfois évidentes des facteurs mécaniques sur la morphogenèse, Patte fait remarquer que

ces influences paraissent toujours se rapporter à des mouvements de *l'animal formé*, qu'elles sont bien nettes dans le cas de l'achèvement des détails squelettiques (disposition des travées du tissu spongieux du fémur, du tibia, de l'astragale, etc..., influence de déviations sur le modelage des os); mais ces exemples n'expliquent pas la formation des os à l'état cartilagineux chez l'embryon; ici les actions mécaniques ne peuvent être *qu'indirectes* et ne peuvent se faire sentir que par l'intermédiaire des facteurs de *l'hérédité*. L'ontogénie reproduit la phylogénie; l'ontogénie est dirigée par diverses forces mystérieuses qui sont la caractéristique de la vie, l'hérédité entre autres; ce sont des propriétés intrinsèques de l'être en voie de développement, comme nous l'avons étudié dans le Livre I[er], qui expliquent l'évolution embryonnaire; les conditions extérieures n'ont qu'un rôle passif, n'ayant qu'à rester dans les limites conformes à celles auxquelles l'évolution s'est adaptée. L'ontogenèse n'étant pas réglée, immédiatement au moins, par les circonstances ambiantes, se développe à la façon d'un *fait voulu*, à la façon du mouvement d'un *projectile lancé sur sa trajectoire*. Retournant la proposition classique, Patte en arrive à dire que « la phylogenèse reproduit l'ontogenèse et l'une et l'autre sont orthogénétiques ».

LIVRE IV

De la denture des Mammifères

LIVRE IV

De la denture des Mammifères

L'étude des dents des Mammifères présente un très grand intérêt pour l'étude de l'évolution de la lignée et l'établissement de la phylogénie des Mammifères.

Nous n'avons pas en vue ici d'étudier dans le détail le système dentaire des différents groupes d'animaux appartenant à la classe des Mammifères. Nous nous contenterons de jeter un regard d'ensemble sur la denture des Mammifères, de mentionner les théories qui ont essayé d'expliquer et de relier l'un à l'autre les différents types de structure rencontrés, ce qui nous permettra de mieux comprendre ce qui se passe tout au haut de la lignée, de mieux comprendre la structure de l'appareil dentaire de *l'Homme.*

Les dents des Mammifères :

1° *Nombre de dents.* — Typiquement, chez les Eutheria, on compte quarante-quatre dents. On rencontre, chez les Mammifères, une réduction ou une multiplication de ce nombre. Toute réduction ou toute multiplication du nombre, sont précédées d'une régression de la différenciation des dents.

a) *Réduction.* — Chez l'*Ornithorhynque* (Prototheria-Monotremata-Ornithorhynchus anatina) le jeune présente des dents; quand l'animal a acquis le tiers de sa taille, les dents usées disparaissent jusqu'aux racines. Donc, ici, il y a *disparition secondaire* des dents puisqu'elles existent chez l'embryon et le jeune;

Chez *l'Echidné* (Prototheria-Monotremata-Echidna aculeatus), animal myrmécophile et myrmécophage, il n'y a de dents ni chez l'adulte, ni chez le jeune. Donc, ici, il y a *disparition primitive* des dents, puisqu'elles n'existent même pas à l'état d'ébauches chez l'embryon;

Chez le *Pangolin* (Eutheria-Edentés-Pholidota-Manis [Asie] Pholidotus [Afrique]) et le *Fourmilier* (Eutheria-Edentés-Xenarthra-Aniconodonta-Myrmecophagidæ-Myrmecophagus) il y a *disparition secondaire* des dents, comme chez les *Mysticètes* ou *Cétacés spécialisés* (Exemple : la Baleine) où il n'y a pas de

dent chez l'adulte, alors que l'embryon présente des ébauches dentaires.

b) *Multiplication.* — La multiplication du nombre de dents se rencontre chez les formes où la différenciation des dents est régressée.

Chez le *Tatou* (Eutheria - Edentés - Xenarthra - Hicanodonta - Dasypodidae) la denture présente des caractères variables suivant les genres. Tous les genres ont des dents.

Dans le g. *Dasypus*, il y a 7 à 9 dents par hémi-mâchoire ;

Dans le g. *Priodontes*, il y a 20 à 25 dents par hémi-mâchoire, d'où, au total, de 80 à 100 dents.

Notons que chez les Eutheria, si le nombre de dents dépasse quarante-quatre, c'est un phénomène anormal, il s'agit d'une anomalie. Or, chez le Tatou, la multiplication s'accompagne d'une *homodontie secondaire* et les dents sont dépourvues d'émail. Seul, le g. *Dasypus* présente une denture lactéale et une denture définitive ; dans tous les autres genres, il n'y a qu'une seule denture.

Chez les *Odontocètes* ou Cétacés à dents, on observe deux évolutions opposées qui ne sont autres que deux aspects d'un même phénomène régressif :

α) *Régression de l'appareil dentaire avec disparition des dents.* — Chez le *Cachalot* (*Physeter*), il n'y a plus de dents à la mâchoire supérieure, mais il y a 40 dents à la mâchoire inférieure ;

Chez *Grampus :* seulement de 6 à 14 dents à la mâchoire inférieure ;

Chez *Ciphius :* chez l'adulte, il n'y a plus que 2 dents énormes à la mâchoire inférieure.

δ) *Multiplication du nombre de dents.* — Comme nous l'avons dit plus haut, la multiplication du nombre de dents est un phénomène régressif.

Chez le *Dauphin*, on compte plus de 200 dents. Ces dents sont toutes semblables et pointues rappelant celles des *Poissons*. Les dents servent à happer la proie. *L'homodontie* est liée au régime ichtyophage ;

Chez le *Marsouin*, on observe le même phénomène ;

Chez le *Narval* mâle, du g. *Monodon*, l'une des dents prend un développement considérable, constituant une sorte de lance de deux mètres environs de longueur, ce qui entraîne des modifications du squelette de la tête. C'est un phénomène d'*hypertélie*.

2° *Nombre de dentitions.* — Chez les vertébrés primitifs, comme les *Poissons*, les dents se remplacent au fur et à mesure de leur usure et les dentitions qui se succèdent au cours de la vie sont très nombreuses. On dit qu'il y a *polyphyodontie*, l'animal étant un *polyphyodonte*. *Les Mammifères* ont été, à l'origine, des polyphyodontes. Or, chez les † *Théromorphes* les plus évolués, le nombre de dentitions se réduit et l'on aboutit à un type à deux

dentitions successives : c'est la *diphyodontie*. Et les Théromorphes sont des Reptiles fossiles dont le développement couvre le Permo-trias, qui nous conduisent aux Mammifères par l'intermédiaire des † *Ictidosauriens*.

La *diphyodontie* est la règle chez les Mammifères actuels. On distingue, en effet, chez eux : une *denture de lait* ou *denture lactéale*, une *denture définitive*. Mais si l'on observe dans le détail la lame dentaire d'embryons de quelques formes de Mammifères, on est amené à admettre la succession possible de quatre dentures :

— une *denture prélactéale*,
— une *denture lactéale*,
— une *denture permanente* ou *définitive*,
— une *denture post-permanente* ou *post-définitive*.

La denture prélactéale et la denture post-permanente ne sont jamais constituées que de vestiges le plus souvent discutables. Cependant Adloff a décrit les restes d'une denture prélactéale chez l'Homme, en particulier. Anthony R. a décrit chez un Eléphant un vestige très probable de denture post-permanente. Blandin cite une observation personnelle de denture post-définitive chez l'Homme. Gehler a observé une canine qui se serait renouvelée trois fois chez l'Homme également. Ce qui apparaît le plus clairement dans les cas de denture post-définitive qui sont rapportés par les auteurs, c'est que la plupart de ceux dont l'authenticité ne saurait être contestée, ont trait à des dentures très incomplètes, au renouvellement isolé d'une ou de deux dents : aussi, Hunter y voyait-il une anomalie du développement.

Ainsi, en tenant compte de ces quatre dentures, ce serait un stade de polyphyodontie, mais les dentures prélactéale et post-définitive sont une rareté.

L'évolution que l'on suit chez les Vertébrés de la *polyphyodontie* à la *diphyodontie*, peut aller plus loin et l'on peut aboutir à des Mammifères *monophyodontes*, à une seule dentition.

Déjà, chez les *Diphyodontes*, les *molaires* appartiennent à un type *monophyodontique*. C'est ainsi que chez l'*Homme*, il y a trois molaires par hémi-mâchoire :

la dent de six ans ou première molaire,
la dent de douze ans ou seconde molaire,
la dent de dix-huit ans ou dent de sagesse.

Ces trois dents sont d'emblée définitives et on tend à admettre qu'elles appartiennent à la même série dentaire que la denture lactéale.

Pour ce qui est de la *monophyodontie*, on en distingue deux types :

a) La *vraie monophyodontie :* il n'y a qu'une seule dentition qui correspond à la denture lactéale.

Elle se rencontre : α) chez les *Odontocètes* ou Cétacés primitifs, à dents.

Exemples : le Marsouin, le Dauphtin, le Narval, le Cachalot.

β) chez le *Lapin*. Le phylum des *Rongeurs* auquel appartient le *Lapin* présente du point de vue de la dentition entre autres particularités, un caractère qui nous retiendra :

à la mandibule on ne compte qu'une seule paire d'incisives.

De par le chiffre des incisives à la mâchoire supérieure, on divise le phylum des *Rongeurs* en deux lignées :

— *les Duplicidentés* (Lapin),
— *les Simplicidentés* (Ecureuil, Loir, Rat).

Les Duplicidentés qui sont les plus primitifs, présentent *deux incisives* par hémi-mâchoire.

Les Simplicidentés n'ont qu'*une incisive* par hémi-mâchoire.

Ces deux incisives sont de taille différente chez les Duplicidentés et représentent la seconde et la troisième paires d'incisives.

Chez l'embryon d'un *Lapin*, vers la région médiane, il y a un rudiment de dent de lait correspondant à la première incisive : I^1, mais son ébauche ne tarde pas à disparaître au cours du développement. Quant à la seconde incisive, I^2, elle n'est jamais précédée par une dent de lait ; par contre, il y a une dent de lait pour la troisième insicive, I^3, qui est beaucoup plus petite que I^2 (Fig. 30). Les *molaires* des Rongeurs sont monophyodontiques.

Fig 30 — La région incisive de la mâchoire supérieure d'un embryon de Lapin - (Schématique)-

δ) chez les *Marsupiaux* (Theria-Metatheria-Marsupiala).

La denture correspond à la denture lactéale des autres Mammifères, à l'exception de la dernière prémolaire : pm^2, qui a une dent de remplacement appartenant à la denture définitive. Ici, la denture définitive a presque complètement avorté. C'est un caractère secondaire (Fig. 31).

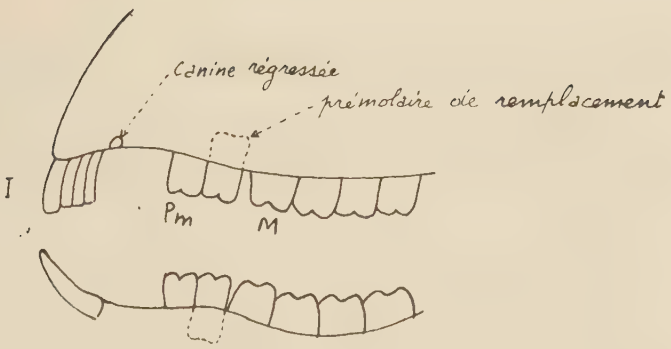


Fig 31. — Denture du Kanguroo.

b) *la fausse monophyodontie :* il y a deux dentures : une *denture lactéale* et une *denture définitive*, mais la denture lactéale est rudimentaire, abortive, immédiatement remplacée par une denture définitive.

Exemples : la Musaraigne (Insectivores (s. l) - Insectivores (s. s.) - Soricidæ)
les Cheiroptères (Insectivores - Cheiroptères)
le Cobaye (Rongeurs - Simplicidentés - Hystricoidea - Caviidæ)
les Pinnipèdes (Carnivores - Pinnipèdes)

3° *Accroissement des dents :*

On distingue chez les *Mammifères*, deux cas :

— *cas le plus fréquent :* les racines des dents, d'abord largement ouvertes, se ferment et la croissance de la dent s'arrête : ce sont les *dents brachyodontes;*

— *cas le plus rare :* les racines ne se ferment pas, les dents s'accroissent en conservant un diamètre semblable pendant toute la vie ou une grande partie de la vie.

Si la dent s'accroît continûment, elle s'use sur sa face occlusale et elle n'a jamais une croissance exagérée, croissance qui s'obtient si l'on supprime la dent antagoniste : ce sont les *dents hypsélodontes.*

Exemples : Incisives des Rongeurs.
Molaires de beaucoup d'Herbivores.

4° *Différenciation des dents :*

En se plaçant à un point de vue fonctionnel très général, on peut dans la denture de tout Mammifère placentaire adulte (abstraction faite des formes à dents simples et isodontes, comme les Cétacés et de nombreux Edentés (Xénarthres) où l'*homodontie* semble être secondaire) constater qu'il existe plusieurs sortes

de dents. En allant de l'avant vers l'arrière, on distingue, pour chaque hémi-mâchoire :

1) Des dents courtes et aplaties dans le sens antéro-postérieur, à bord libre tranchant, disposition essentiellement en rapport avec la préhension et la rétention de la nourriture : *dents préhensives;*

2) Une dent généralement plus volumineuse que les précédentes, conique, longue et pointue, indiquant par sa forme une fonction de lacération : *dent lacératrice;*

3) Des dents grosses, courtes et larges de couronne (au moins dans tous les cas où elles n'ont pas subi de modification secondaire) dont les fonctions sont masticatrices : *dents masticatrices.*

Chez l'*Ours*, par exemple, cette différenciation est extrêmement nette (Voir fig. 32).

Fig. 32. — Ursus arctos L.; denture : d'avant en arrière :
en blanc : dents préhensives, incisives;
pointillé : dents lacératrices, canines;
hachuré : dents masticatrices, prémolaires et molaires.
(d'après FRIANT).

On a donné à ces divers types fonctionnels de dents des noms particuliers rappelant leur fonction originelle : les dents préhensives sont les *incisives;* les dents lacératrices sont les *canines;* les dents masticatrices sont les *prémolaires* et les *molaires.*

Naturellement, les dents préhensives et lacératrices sont situées dans la partie libre de la cavité buccale, les dents masticatrices sont, au contraire, dans la partie de la cavité buccale fermée par la paroi de la joue.

FRIANT rejette d'une nomenclature d'*anatomie systématique* les dénominations d'incisives, canines, prémolaires et molaires tout aussi *fonctionnelles* que celles de dents préhensives, lacératrices et masticatrices.

Pour définir une dent sans tenir compte du point de vue fonctionnel, on doit considérer seulement la place qu'elle occupe par rapport aux autres parties anatomiques.

R. Anthony et M. Friant définissent, ainsi, les diverses dents mammaliennes :

Incisives (I) : les supérieures, au nombre de 1, 2 ou 3 par hémi-mâchoire, suivant les espèces, se définissent par le fait qu'elles dépendent de l'*inter-maxillaire* ou *prémaxillaire*, toutes les autres dents supérieures étant implantées sur *le maxillaire supérieur*. — Les incisives inférieures, au nombre de 1, 2 ou 3, suivant les espèces, sont les dents qui s'articulent avec les incisives supérieures.

Canines (C) : la canine supérieure est la première dent située sur le maxillaire supérieur immédiatement après la suture intermaxillo-maxillaire, souvent presque au contact de cette dernière et, quelquefois même, empiétant légèrement sur elle. — La canine inférieure est la *dent qui passe immédiatement en avant* de la supérieure quand les mâchoires sont rapprochées. — Les canines sont toujours uniques.

Prémolaires (P) et *Molaires* (M) : elle peuvent être appelées dans leur ensemble : *dents jugales* (Friant), traduction littérale du terme *Cheek-teeth* des auteurs Anglo-Saxons. Les incisives et les canines seront les *dents labiales* (*front-teeth*).

Ces définitions ne tiennent aucun compte de la forme ni de la fonction qui la commande, mais seulement de la place occupée et il doit en être ainsi. La forme des dents n'a rien, en effet, de caractéristique : souvent, par exemple, c'est une dent placée sur l'intermaxillaire (incisive) ou une dent jugale très antérieure (prémolaire) qui prend la forme acuminée caractéristique de la canine des Carnivores : Exemples : le *Cholœpus* (Edenté); l'*Oreodon* (Ongulé fossile du Miocène). Parfois, au contraire, la canine prend l'aspect d'une incisive : Ex. : les *Ruminants* (Cervicornes et Cavicornes); le *Lémur;* plusieurs *Insectivores*.

Il était important de pouvoir parvenir à définir chaque dent prise en particulier, en tenant compte seulement de son caractère le plus fondamental, celui dont on constate l'existence dans l'ensemble des Mammifères et indépendamment de la forme qu'elle peut présenter dans les divers groupes, quelle que soit, d'ailleurs, la signification que l'on donne à cette forme.

Comme nous l'avons mentionné, l'*homodontie*, caractère primitif acquis secondairement chez les Mammifères, est exceptionnelle chez eux. La règle est l'*hétérodontie*. L'hétérodontie était déjà réalisée chez les † *Théromorphes* où l'on peut différencier des *incisives*, des *canines* et des *molaires*.

A l'origine, les dents devaient former une *série continue*, caractère primitif. Chez les Mammifères on peut observer une *série discontinue* avec apparition de *diastèmes :* c'est un caractère secondaire. Ex. : la barre du Cheval.

L'Homme présente le type primitif avec série continue.

Orientation de la dent :

Pour orienter une dent, on peut se conformer aux usages de l'anatomie humaine et employer les termes suivants :

Face (ou extrémité) *coronaire* (ou *triturante*, lorsqu'il s'agit de dents jugales), ou *occlusale* (ou *bord incisif* pour les dents antérieures).

Face (ou extrémité)*radicale.*

Face *proximale*, *mésiale* (ou *antérieure*, quand il s'agit d'une dent jugale).

Face *distale* (ou *postérieure*, quand il s'agit d'une dent jugale).

Face *vestibulaire*, ou *externe*, ou *labiale*, ou *jugale.*

Face *linguale*, ou *interne* (ou *palatine*, pour la mâchoire supérieure).

5° *Formules dentaires :*

La dentition d'un Mammifère s'exprime, ordinairement, par une formule dentaire qui ne tient compte que des dents portées par l'hémi-mâchoire. On fait une formule fractionnaire :

Au numérateur, on porte la succession des chiffres respectifs aux différentes dents de l'hémi-maxillaire supérieur ;

Au dénominateur, on porte la succession des chiffres respectifs aux différentes dents de l'hémi-mandibule ;

Au signe d'égalité qui est, ici, un non-sens mathématique, on fait suivre le nombre total de dents.

Exemple :

$$\frac{3\,.\,1\,.\,4\,.\,3}{3\,.\,1\,.\,4\,.\,3} = 44.$$ (Formule-type, mammalienne).

Hémi-mâchoire sup. : 3 incis. ; 1 can. ; 4 prémol. ; 3 mol.
——————————————————————————— = 22 × 2
Hémi-mâchoire inf. : 3 incis. ; 1 can. ; 4 prémol. ; 3 mol.

44 représente le nombre total de dents.

6° *Evolution du nombre de dents :*

Chez le type le plus primitif des † *Théromorphes*, (Reptiles fossiles de la lignée théropsidienne qui nous conduit aux Mammifères comme nous l'avons déjà mentionné) *Eumattheria bolli*, on compte cent dents semblables. C'est le type primitif, à un pôle de l'évolution, exceptionnel.

Chez l'immense majorité des † *Théromorphes*, le nombre de dents se réduit, les dents se différencient.

— G. *Alopecodon :* 14 incisives à la mâchoire supérieure.
6 canines à la mâchoire supérieure.
6 canines à la mâchoire inférieure.

— *Cynodontia :* $\frac{4\,.\,1\,.\,13.}{4\,.\,1\,.\,13.} = 72.$

— *Ictidosauriens* (G. Pachygenelus monus) : $\frac{2.1.6.}{2.1.6.} = 36$

C'est une formule mammalienne.

— Chez les *Mammifères :*

— *Fossiles :*

† Pantotheria (Jurassique)
† Amphitherium

présentent la formule : $\frac{4.1.7\ (8)}{4.1.7\ (8)} = 48\ (52).$

— *Actuels :*

— Les *Marsupiaux* qui sont des *Metatheria*, appartenant à une branche latérale des *Mammifères*, présentent la formule dentaire suivante :

$$\frac{5.1.4.5.}{5.1.4.5.} = 60$$ (formule théorique, non réalisée).

— Le *Fourmilier d'Australie* (G. *Myrmecobius*) a la formule :

$$\frac{4.1.3.5.}{3.1.3.6.} = 52.$$

— L'*Opossum* et le *Didelphys* présentent la formule :

$$\frac{5.1.3.4.}{4.1.3.4.} = 50.$$

Quand on a plus de trois incisives chez les Mammifères, on a affaire à des *Polyprotodontes.*

La formule : $\frac{3.1.4.3.}{3.1.4.3.} = 44$

est la formule primitive de tous les Eutheria. On la retrouve chez deux espèces animales actuelles : la *Taupe* (Insectivores); le *Porc* (Ongulés).

Mais ce type est présenté par beaucoup de formes fossiles.

— *Réduction du nombre de dents chez les Mammifères :*

La réduction peut intéresser la totalité d'un type dentaire : les *canines* disparaissent chez les *Rongeurs* où les *incisives* sont *hypsélodontes;* le nombre des *molaires* a tendance à se réduire chez les *Carnivores.*

7° *Forme des dents chez les Mammifères :*

L'étude de la forme des *molaires* est seule intéressante. Les recherches paléontologiques portent sur elle.

La forme des molaires est essentiellement variable et se rattache à des types simples qui facilitent son étude. Cette diversité des molaires mammaliennes nous étonne d'autant plus qu'elle n'apparaît pas dans les autres classes de Vertébrés; chez les *Poissons*, les *Batraciens* et les *Reptiles*, toutes les dents sont *simples*, unicuspidées et uniradiculées. On comprend alors comment les dents de la région antérieure ont donné naissance aux *incisives* et aux *canines* des *Mammifères*, à configuration également *simple*. Par contre, on conçoit plus difficilement comment les dents de la région postérieure ont pu produire les molaires, avec leur extraordinaire polymorphisme.

Plus le problème est difficile, plus nombreuses sont les théories qui prétendent le résoudre. Il y a quelques années toutes les théories explicatives se ramenaient à deux conceptions essentielles. Pour les uns, les molaires des Mammifères résultaient de la fusion de deux ou plusieurs dents coniques primitives et chaque tubercule, avec la racine correspondante, représentait une dent simple reptilienne; c'était la *théorie de la concrescence*.

Pour les autres, les molaires multituberculaires résultaient de la différenciation secondaire d'une dent reptilienne simple : les tubercules et les racines étaient des éléments qui s'étaient formés peu à peu : c'était la *théorie de la trituberculie*.

Récemment, une nouvelle thèse, basée sur un principe différent des précédents, a pris jour. Soutenue avec talent, appuyée sur une documentation abondante, elle a aussitôt suscité un véritable intérêt. Elle admet, contrairement aux autres théories, que l'existence de nombreuses cuspides est un caractère primitif des molaires et peut être nommée : *théorie de la multituberculie*.

Considérons ces différentes explications.

1. — *Théorie de la concrescence :*

Cette théorie d'abord émise par Gaudry, Giebel et quelques autres, a été reprise plus récemment par D'Eternod et Bolk qui lui ont apporté de nouveaux arguments.

Les recherches de D'Eternod s'appliquent essentiellement à l'*Homme*. Partant du fait que, chez les Reptiles, la dentition est composée de plusieurs rangées concentriques de dents coniques simples, cet auteur admet que la dentition de l'Homme résulte de la fusion de deux rangées, l'une *linguale*, l'autre *vestibulaire*. Ainsi se seraient formées des dents *bicuspidées*. Tandis que les *incisives*, les *canines* et les *prémolaires* restent à ce stade, les *molaires*, elles, proviennent de la fusion, par leurs faces en contact, de deux ou plusieurs biscuspidiennes. D'où, les quatre cuspides de la plupart des molaires humaines représenteraient les sommets de quatre dents primitivement indépendantes. Les tubercules supplémentaires que l'on trouve au sommet de certaines molaires, correspondraient à autant de dents reptiliennes en voie d'atrophie : c'est ainsi que la première molaire inférieure, au maximum de son développement, a six tubercules; d'où, elle résulterait de la fusion de trois dents bicuspidées,

mais un processus de régression entraînerait la réduction, totale ou partielle, de la dent externe (Voir fig. 33).

Fig 33 – Valeur morphologique des dents humaines d'après la théorie de D' Eternod –

Dans l'ensemble, D'Eternod considère la dentition humaine comme formée de cent-cinquante (au maximum) dents élémentaires, dont soixante pour la première dentition et quatre-vingt-dix pour la seconde.

L'auteur appuie sa théorie sur des arguments tirés essentiellement de la morphologie des dents adultes : présence d'un *sillon* le long des faces latérales des couronnes et des racines des dents uniradiculaires; forme des cavités pulpaires; réapparition, à titre anormal, de la cuspide et même de la racine linguale au niveau des incisives et des canines. A ces arguments morphologiques l'auteur ajoute cet argument embryologique que les follicules dentaires élaborent, pour chaque dent, autant de chapeaux dentaires qu'il y a de dents coniques primitives.

Bolk n'admet pas, comme D'Eternod, que les dents des Mammifères proviennent de l'union de dents appartenant à deux rangées voisines; elles résulteraient de l'union de dents de la même rangée, mais de deux générations successives. Chez les Reptiles, il existerait, fondamentalement, deux rangées de dents, l'une labiale ou *exostichos*, l'autre linguale ou *endostichos*, chacune comprenant un certain nombre de générations. Le raccourcissement des mâchoires aurait contraint ces deux rangées, primitivement équivalentes dans le temps, à n'émerger que successivement; l'exostichos sortant le premier, formera la dentition lactéale; l'endostichos naissant plus tard formera la dentition permanente.

Chez les jeunes Reptiles, on voit parfois une dent de remplacement pousser si vite qu'elle perce la gencive en même temps que la dent qu'elle devrait remplacer; on assiste alors à la sortie d'une formation géminée, faite de deux dents accolées, dont la plus jeune est toujours linguale par rapport à l'autre. Ce serait l'accentuation de ce processus qui, d'après Bolk, aurait produit, dans chaque rangée, les dents des Mammifères. D'où, toutes celles-ci sont doubles, mais il n'y a jamais accolement dans le sens longitudinal ou proximo-distal comme le croit D'Eternod : c'est une simple modification secondaire de la surface triturante, qui produit les molaires multituberculaires des Primates.

Les arguments de Bolk sont surtout d'ordre embryologique. Il remarque que la crête dentaire, au point où elle va donner une dent, émet d'abord deux bourgeons, l'un labial, l'autre lingual, qui ne se réunissent que secondairement pour former l'organe adamantin. De plus, la pulpe naît par deux centres, et l'on a au début deux masses pulpaires que sépare une cloison cellulaire d'épaisseur variable, le « septum de l'émail ». Formation temporaire, ce septum s'atrophie en un cordon (à ce stade, il avait été vu par Prenant et nommé « cône adamantin directeur ») qui disparaît bientôt.

Malgré son intérêt, la *théorie de la concrescence* n'a cependant pas entraîné la conviction de la majorité des anatomistes. On a objecté à Bolk que, si sa thèse expliquait l'existence de plusieurs cuspides et racines dans le sens linguo-génien, elle n'expliquait pas leur existence dans le proximo-distal; si, en effet, on fait intervenir là un phénomène secondaire de différenciation, on ne voit pas pourquoi le même phénomène n'agirait pas également dans le sens linguo-génien. D'autre part, si la formation des dents mammaliennes par concrescence de deux dents reptiliennes doit expliquer le caractère multicuspidé de nos molaires, c'est maintenant la forme simple de nos incisives et canines qui se comprend mal, car les traces de bifidité primitive signalées par d'Eternod et Bolk sur ces dents sont loin d'être apparentes. La thèse de ces deux auteurs ne fait, au fond, que retourner la difficulté : elle éclaircit, et encore pas totalement, le problème des molaires, mais elle crée pour les incisives et les canines un problème qui n'existait pas (Vallois).

2. — *Théorie de la trituberculie.*

Très différente, cette explication qui admet que chaque dent de *Mammifère* dérive d'une seule dent de *Reptile*, a surtout été défendue par les paléontologistes américains, en particulier Cope, Osborn et révisée par la suite par Gregory.

L'évolution de la dent se serait faite en trois stades :

1° La dent reptilienne se présente sous l'aspect d'un cône, aplati dans le sens linguo-génien, avec une seule pointe; c'est la dent du † Théromorphe, la plus primitive (Fig. 34 - A et A').

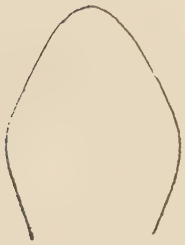


Fig. 34 A : Dent au + Théromorphe, la plus primitive, en cône, à une pointe.

Fig 34 A' : dents supérieures (hachurées)
dents inférieures (en blanc)

Le bord externe et le bord interne de ce cône se soulèvent en deux petits tubercules. La dent a maintenant trois pointes que l'on nomme, de dedans en dehors : paracône, protocône (qui est la pointe initiale), métacône. A la mâchoire inférieure, la nomenclature change : paracônide, protocônide, métacônide ; c'est la *dent tricônodonte*. Les trois cônes sont sur la même ligne d roite (Fig. 35 - B et B').

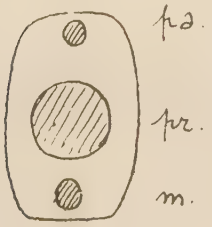


Fig. 35 B

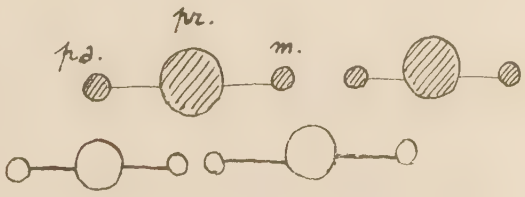


Fig. 35 B'

Ce type de dent se rencontre dans le groupe des *Tricônodontes*, fossiles, formes primitives de Mammifères, qui dérivent directement des † Théromorphes, retrouvées dans le Jurassique d'Angleterre et d'Amérique du Nord, appartenant au genre *Amphilestes* où l'on compte à la mandibule : 4 incisives, 1 canine, 4 prémolaires, 5 molaires par hémi-mâchoire.

2° De ce type triconodonte, nous passons au type *trituberculaire*. Les deux pointes de nouvelle formation se déplacent du côté lingual pour la mâchoire inférieure, du côté labial pour la supérieure. Seul, le protocône reste en place (Fig. 36).

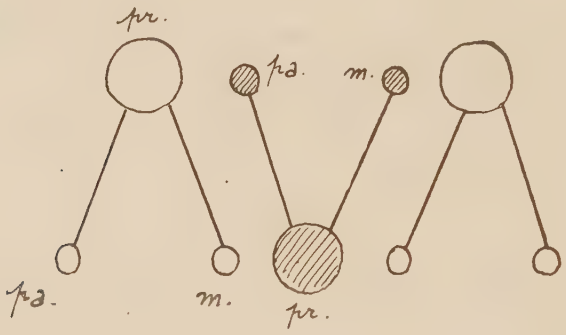


Fig. 36.

C'est le *stade trituberculaire*, caractérisé par la disposition en triangle des trois cuspides. Un rebord épais, le *cingulum*, apparaît à la base de la couronne.

On dit que la dent est du type *trigone*.

Il y a engrenage parfait entre les dents de la mâchoire supérieure et celles de la mâchoire inférieure.

Ce type trigone est rencontré dans un groupe de Mammifères fossiles du Jurassique : † *Symmetrodontia*.

3° Le type de dent le plus intéressant, à l'origine de la forme des molaires des Mammifères actuels, est le type *tuberculo-sectorial* de Cope.

Au niveau des molaires inférieures, le cingulum se développe en une volumineuse saillie, dirigée en dehors, le *talonide* (Fig. 37 - A et B).

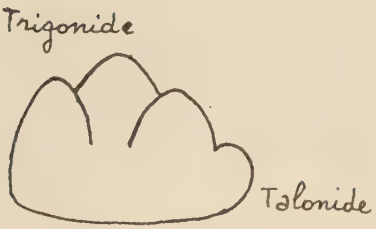


Fig. 37 A.

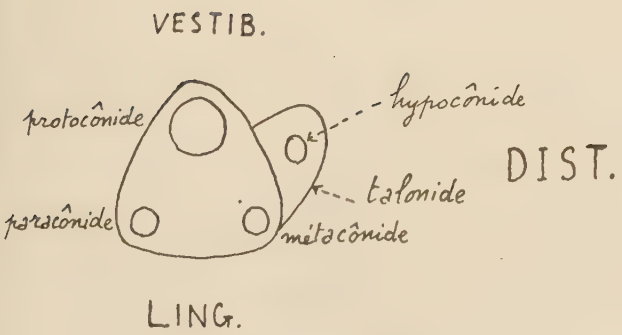


Fig. 37 B : A la dent tritubercullaire s'adjoint un cône supplémentaire – l'hypocônide – porté par le talonide à la partie distale de la dent.

Ces molaires prennent ainsi le type *tuberculo-sectorial*, et il est relativement facile, en partant de cette disposition et du type tritubercullaire que gardent les molaires supérieures, d'aboutir à la plupart des formes dentaires des Mammifères actuels.

Ce type de dent est caractéristique des † *Pantothériens;* actuellement on le retrouve chez la *Sarigue* et quelques *Insectivores.*

Des types *tuberculo-sectorial* et *tritubercullaire*, on passe au type *quadritubercullaire*, à quatre cônes. Ce quatrième cône apparaît chez les Mammifères aussi bien à la mâchoire supérieure qu'à la mâchoire inférieure (Fig. 38).

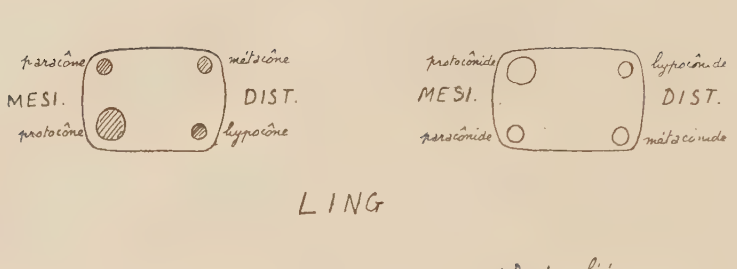


Fig 38

On assiste, chez de nombreux Mammifères à une multiplication des cônes primitifs; c'est ainsi que l'on aboutit à la dent *sex-tuberculaire* (Fig 39).

Fig. 39

On peut observer une métamérisation des tubercules d'avant en arrière; la réunion des tubercules métamérisés, de l'extérieur vers l'intérieur, donne naissance à un grand nombre de rangées transversales ou crêtes. Ce type de dent se rencontre chez les *Proboscidiens* (Eléphants) et chez les *Rongeurs* : dent *pthychodonte* (Fig. 40).

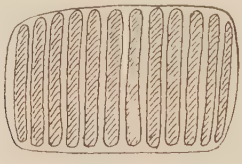


Fig. 40 - Dent ptychodonte : métamérisation des tubercules; formation des crêtes transversales.

Chez les Mammifères, on trouve encore :

— Le type *bunodonte* (dent à collines) : c'est le type le moins modifié et partant le plus simple.

Chez le Porc, on compte quatre à six tubercules.

Chez le † Mastodon (Proboscidiens), la dent présente plus de six tubercules (Fig. 41).

Fig 41 – Dent de † Mastodon –

— Le type *secodonte* qui atteint son maximum de caractères chez les Carnivores. Cette dent se modifie au cours de l'évolution et tend à reprendre en quelque sorte le type primitif, *tricônodonte*. Les cônes du côté vestibulaire se développent et prennent l'aspect tranchant. C'est la dent *carnassière* de Cuvier que l'on rencontre chez les Carnivores et qui est caractérisée par la formule qui la localise : $\frac{P^4}{M_1}$ (quatrième prémolaire / première molaire).

On retrouve en particulier sur M_1 les quatre tubercules caractéristiques (Fig. 42) :

Fig. 42 – Première molaire inférieure des Carnivores –

— Du côté vestibulaire :

le protocônide
l'hypocônide

très développés et tranchants ;

— Du côté lingual :

le paracônide, assez développé,
le métacônide, très réduit.

— Chez les *Ongulés*, on distingue deux ordres :

les *Artiodactyles*, à nombre pair de doigts, ce sont les Ruminants ;

les *Périssodactyles*, à nombre impair de doigts, ce sont les Equidés.

1° Chez les *Artiodactyles*, l'évolution du type dentaire est marquée par l'aplatissement des tubercules qui prennent une forme semi-circulaire sur une section transversale. C'est la *dent sélénodonte* (en croissant de lune), que l'on rencontre chez les *Camelidæ* (Fig. 43).

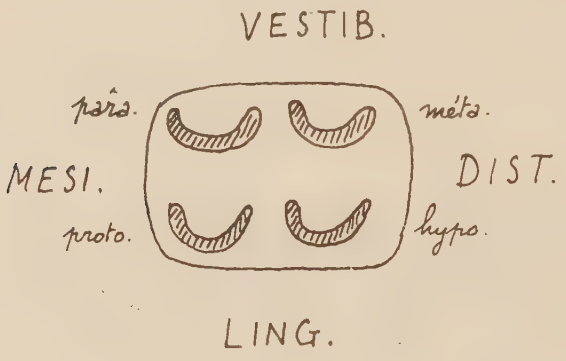


Fig. 43 – Dent sélénodonte.

L'évolution de la dent sélénodonte est caractérisée par la soudure des paracône et métacône et la réunion du protocône au paracône et de l'hypocône au métacône. Ce type de dent se rencontre chez les *Bovinae* (Fig. 44).

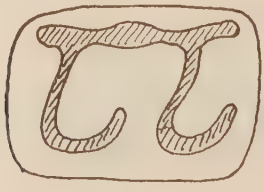


Fig. 44 – Dent sélénodonte évoluée.

2° Chez les *Périssodactyles* évolués, l'évolution dentaire n'est pas la même à la mâchoire inférieure et à la mâchoire supérieure. L'évolution est plus poussée à la mâchoire supérieure, les dents sont d'un type plus simple à la mâchoire inférieure. Le type le plus simple est celui où les quatre tubercules d'une molaire bunodonte se réunissent pour former deux crêtes transversales : la *protolophe* en avant, la *métalophe* en arrière. Ceci se rencontre dans la mâchoire inférieure des Tapirs (Fig. 45).

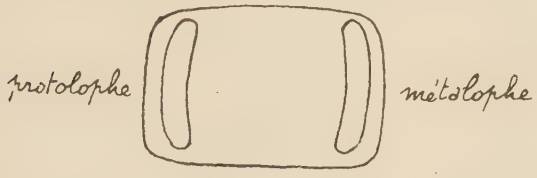


Fig. 45 – Molaire inférieure de Tapir –

Une évolution plus poussée conduit à la formation d'une troisième crête longitudinale et externe : l'*ectolophe*. C'est la dent *lophodonte* que l'on observe à la mâchoire supérieure des Tapirs (Fig. 46).

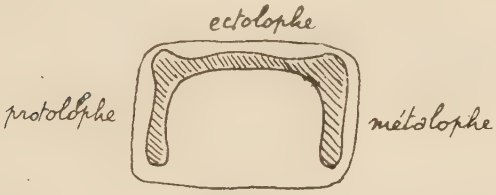


Fig. 46 – Molaire supérieure de Tapir –

Chez le Rhinocéros, la dent est plus compliquée, mais on retrouve les trois crêtes (Fig. 47).

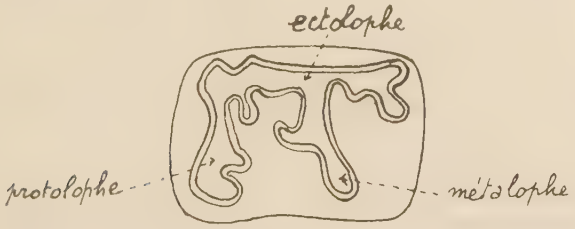


Fig. 47 – Molaire de Rhinocéros –

Chez les Solipèdes (Cheval) les molaires deviennent hypsélodontes; les replis d'émail sont très profonds, séparés par des vallées comblées de cément. La dent hypsélodonte présente une couronne élevée en *fût;* la surface d'usure montre en saillies des replis d'émail aux dessins très compliqués; la molaire supérieure aura une configuration plus complexe que la molaire inférieure.

Le type idéal est sex-tuberculaire (Fig. 48).

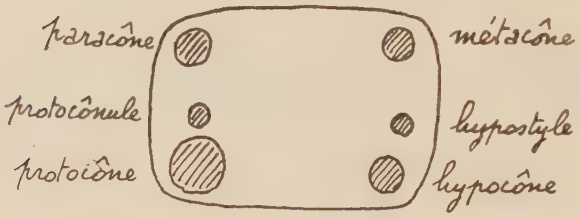


Fig. 48 — La dent sex-tuberculaire.

Ces cônes primitifs s'allongent, s'étalent, se recourbent, donnent naissance à des formes en croissants, et l'on obtient en définitive le type *sélénolophodonte* (Fig. 49) :

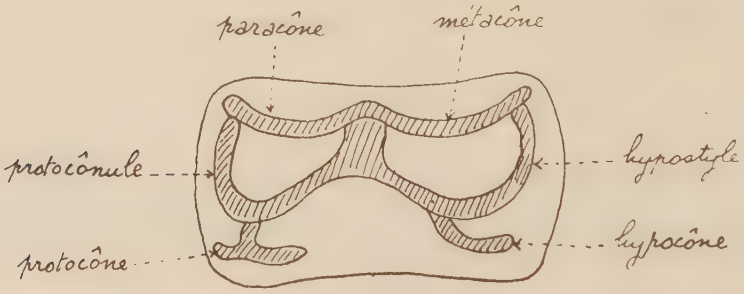


Fig. 49 — Face occlusale d'une molaire de Cheval.

— Chez les *Primates*, la dentition est très simple, très primitive, comme leurs membres sont du type le plus primitif. Ces caractères de la dentition sont dus à l'omnivorité. Elle subit des réductions manifestes corrélatives à la réduction des mâchoires en rapport avec la disparition du museau et l'apparition d'une face. Chez l'Homme, la troisième molaire ou dent de sagesse,

apparaît de plus en plus tardivement et présente un début de régression en rapport précisément avec le raccourcissement de la mâchoire.

Alors que chez les Primates inférieurs les prémolaires et les molaires sont très différentes, chez les Primates supérieurs les prémolaires se « molarisent ». Les molaires sont d'un type très simple :

— Chez les formes primitives on observe le type tubéro-sectorial, type qui subsiste encore chez une forme actuelle, le Tarsier ;

— Chez les autres Primates on trouve la dent bunodonte du type quadrituberculaire, mais certains Lémuriens présentent des dents sélénodontes et lophodontes.

Chez l'*Homme*, on peut suivre les modifications qui, à travers les Primates inférieurs (Lémuriens et Singes) ont donné naissance à nos molaires. La figure 50 montre, qu'en haut, il est

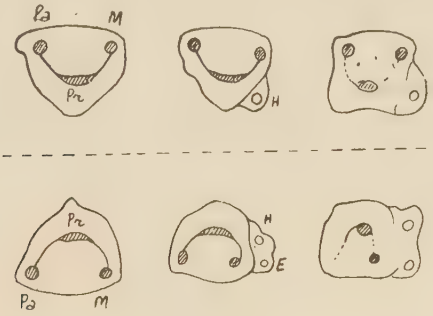


Fig. 50 — La différenciation des molaires humaines d'après la théorie de Cope-Osborn ;

en haut : molaires supérieures ;
en bas : molaires inférieures ;

Pa : paracône ou paracônide ;
Pr : protocône ou protocônide ;
M : métacône ou métacônide ;
H : hypocône ou hypocônide ;
E : endocônide

(Lire la figure de gauche à droite). (Rapp par H. V. Vallois)

simplement apparu un tubercule supplémentaire, l'*hypocône*, qui s'est peu à peu mis au niveau des autres pour produire les molaires quadrituberculaires typiques. En bas, les faits observés sont plus complexes : deux tubercules nouveaux, l'*hypocônide* et l'*endocônide*, se forment sur le talonide et donneront les deux cuspides distales.

Simultanément, ou un peu plus tard, le tubercule antérieur (proximal) s'atrophie et disparaît, de sorte que les molaires inférieures sont devenues quadrituberculaires, comme celles d'en haut, mais par un processus tout à fait différent.

La théorie de Cope-Osborn admettait que la cuspide linguale des molaires supérieures avait pour homologue la cuspide génienne des inférieures. A cette conception s'est opposée la thèse dite « *de l'analogie prémolaire* » qui, primitivement émise par Huxley, a été ensuite défendue par Wortmann et, plus récemment, par W. K. Gregory. D'après elle, les molaires auraient passé dans les temps prétertiaires, par des stades de complication progressive identiques à ceux que l'on observe pour les prémolaires du tertiaire. Les ressemblances sont, en effet, si grandes, même dans le Paléocène, entre la quatrième prémolaire (Pm^4) et la première molaire (M^1) qu'on ne peut s'empêcher de penser que la série, très nette, qui va de la première prémolaire à la dernière molaire est superposable à la série évolutive réelle des molaires. Or, au niveau de la mâchoire supérieure, on voit apparaître progressivement sur les prémolaires, un talon lingual supportant une petite pointe (Fig. 51). En même temps, la cus-

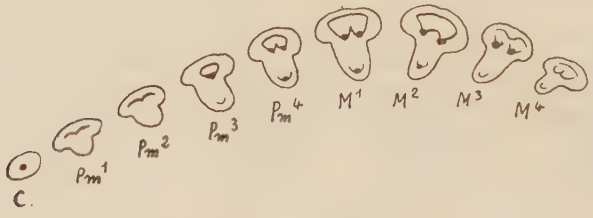


Fig. 51 — La formation des molaires supérieures d'après la théorie de "l'analogie prémolaire". (W. K. Gregory).

pide unique des trois premières prémolaires, analogue évidemment à celle des canines et incisives, se divise sur Pm^4 en deux tubercules encore accolés. Sur M^1 cette division est complète et on est maintenant en présence de deux tubercules géniens, le paracône et le métacône de Cope et Osborn. D'autre part, la petite pointe du talon est devenue plus saillante : elle constitue un protocône.

Ainsi, tandis que Cope et Osborn admettent que le protocône des molaires supérieures représente le sommet primitif de la dent, Gregory pense que ce sommet primitif est constitué par le paracône et le métacône, le protocône étant une néoformation. Le fait que cette théorie s'appuie sur l'examen des dentitions

des Placentaires et des Marsupiaux éocènes est évidemment un argument très fort en sa faveur. D'autres arguments peuvent encore être invoqués : le protocône des molaires supérieures n'apparaît que tard au cours du développement; la racine linguale de ces dents, celle qui correspond au protocône, est inconstante.

3. — *Théorie de la multituberculie.*

Publiée dans son entier en 1932, cette théorie résulte des recherches poursuivies au laboratoire d'anatomie comparée du Muséum par le directeur de celui-ci, à cette époque, le Professeur R. Anthony et son élève, M. Friant.

Elle s'appuie sur des arguments d'ordre anatomique, paléontologique, embryologique et physiologique. Elle se distingue de toutes celles émises antérieurement en ce qu'elle ne se contente pas de tracer les phénomènes successifs de la formation des molaires; elle veut également en déceler les causes : en visant ainsi à être explicative, elle mérite au premier chef d'attirer l'attention des biologistes.

Trois grands groupes de faits en forment la base :

a) Les premiers reposent sur une constatation d'ordre *embryologique :* l'étude du développement des molaires montre que

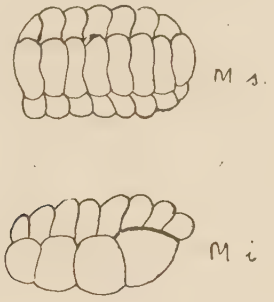


Fig. 52 — La disposition des cuspides des molaires chez les Multituberculés.
M.s. : molaire supérieure;
M.i. : " inférieure.
(d'après Friant)

leurs éléments fondamentaux sont les *cuspides*, et ce n'est pas tant la forme de celles-ci qui présente de l'intérêt, mais leur nombre et leur disposition sur la couronne C'est à leur niveau que

les dents commencent à se calcifier par autant de centres, analogues aux centres d'ossification des os. Au cours du développement individuel d'une molaire, les cuspides apparaissent donc les premières, formant des cônes isolés, qui s'accroissent du sommet vers la base. Plus tard, elles se réunissent, et leur mode de réunion, qui diffère suivant le groupe comme on le verra plus loin, présente, pour l'interprétation de la dent, une importance extrême. La portion basale de la couronne et les racines ne se forment que plus tard encore : leur disposition est modelée sur celle des cuspides, au lieu que ce soit l'inverse.

b) Quand on compare les mouvements des mâchoires des Reptiles et des Batraciens à ceux des Mammifères, on constate une différence fondamentale. Dans les deux premiers groupes, les seuls possibles sont des mouvements verticaux, permettant aux dents de saisir et de retenir les proies. Celles-ci sont ensuite avalées telles quelles, et c'est à l'estomac qu'il appartient de les dilacérer. Les Cétacés spécialisés ou Mysticètes sont des carnivores dépourvus de dents à l'âge adulte. Chez l'adulte, les dents sont remplacées par les fanons. Chez ces formes ichtyophages ou planctophages on assiste à des modifications du tractus digestif en rapport avec les modifications de l'appareil dentaire. C'est ainsi que corrélativement à la disparition des dents broyeuses apparaît un estomac triturant caractérisé par un grand développement musculaire de sa paroi, qui supplée au travail des dents absentes ou non fonctionnelles. Cet estomac triturant est à rapprocher du gésier des Oiseaux : exemple de phénomène de convergence.

Très généralement chez les Mammifères, il existe une mastication buccale : en plus de ses mouvements verticaux, la mâchoire inférieure est susceptible de se déplacer dans un plan horizontal (mouvements latéraux et antéro-postérieurs), ce qui permet la trituration des aliments. Il est évident que ce changement de fonction a affecté avant tout les dents postérieures, celles qui correspondent au segment du levier maxillaire où se produisent les efforts maxima. Il est donc tout à fait logique de supposer que c'est lui qui a déterminé la transformation en molaires des dents primitivement simples de cette zone.

La différenciation des molaires serait donc le résultat d'un processus d'excitation fonctionnelle, théorie éminemment lamarckienne.

c) Puisque les recherches embryologiques montrent que, chez tous les Mammifères, les cuspides sont les premiers éléments à se former, il est vraisemblable qu'elles résultent directement de cette excitation fonctionnelle qui a produit les molaires. On conçoit donc comment ces dents « peuvent arriver à présenter, au lieu d'un cône unique, en rapport avec des fonctions de rétention et de préhension pures et simples, une large surface triturante garnie de nombreux tubercules ». *Ainsi, d'emblée, les molaires auraient été multituberculées*, point fondamental de la théorie d'Anthony-Friant qui s'oppose par là d'une façon

complète à celle de Cope-Osborn. Ce faisant, elle apporte un argument paléontologique très important.

La classe des Mammifères se divise en trois sous-classes : Prototheria, Allotheria, Théria.

La sous-classe des Allotheria comprend l'ordre des Multituberculata. Les Allotheria sont des Mammifères du Secondaire, de la taille d'un gros Rongeur, qui ont joué un très grand rôle dans le développement des Mammifères. Pendant le Secondaire, en effet, s'est élaboré certainement le *type mammalien* (les restes fossiles parvenus jusqu'à nous sont insuffisants). Au Tertiaire, c'est l'épanouissement brusque des Mammifères, qui correspond au déclin des Reptiles : les Mammifères relaient les Reptiles. L'ordre des Multituberculata, entièrement fossile, renferme le plus ancien Mammifère connu : † *Tritylodon longævus*. Tritylodon provient des couches supérieures du Karoo, en Afrique du Sud. Ces couches s'étendent de la fin du Permien jusqu'à la fin du Trias; c'est dans les couches du Karoo que se sont différenciés les † *Théromorphes*.

Les *Multituberculata* ont joué un rôle important dès le Secondaire : dès le Trias, en Allemagne et en Europe; pendant le Jurassique, en Europe et en Amérique; pendant le Crétacé, en Europe, en Amérique et en Mongolie.

Les restes fossiles ne sont représentés que par des mandibules, et l'étude des dents prend une grande importance. On a pu reconstituer le crâne de † *Ctenacodon* (Jurassique. Fig. 53, 54).

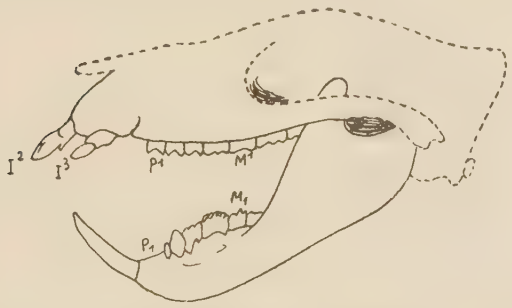


Fig. 53 - Reconstitution de † Ctenacodon, un Multituberculé du Jurassique supérieur. (d'après Simpson)

Pas de canine, mais apparition d'un diastème entre la dernière incisive (I^3) et la première prémolaire (P^1) - Spécialisation marquée.

Fig. 54 – Forme évoluée : il n'y a qu'une seule prémolaire à la mandibule ; pas de canine ; un diastème.

Les prémolaires, au moins les dernières, sont garnies sur leurs bords de *cannelures* tout à fait caractéristiques.

Les molaires sont *multituberculées* et présentent quatre tubercules chez les formes primitives (Fig. 55).

Fig. 55 – Molaire d'une forme primitive de Multituberculé : 4 tubercules.

L'évolution est marquée par une multiplication des tubercules: c'est ainsi que chez † *Taeniolabis* de l'éocène d'Amérique, nous comptons un grand nombre de tubercules disposés en trois rangées longitudinales : vestibulaire, intermédiaire, palatine, à la molaire supérieure (Fig. 56).

Fig. 56 – Molaire supérieure de † Taeniolabis.

Forme évoluée de Multituberculé La molaire présente un grand nombre de tubercules.

Ces animaux devaient avoir un régime herbivore et carnivore. Du point de vue phylogénique, les Multituberculés constituent une lignée qui s'est développée de façon indépendante et s'est éteinte au Tertiaire. Cette lignée comprend le premier Mammifère connu.

Aussi bien les partisans de la *tritubercule* que ceux de la *concrescence* avaient complètement renoncé à expliquer l'existence du très grand nombre de tubercules des molaires des Multituberculés; cette disposition allait à l'encontre directe de la première de ces thèses et, pour la seconde, aurait exigé que chaque molaire résultât d'un nombre vraiment exagéré de dents reptiliennes simples. La théorie de la multituberculie s'accorde au contraire avec elle d'une façon parfaite; loin de constituer un groupe aberrant, les Multituberculés offrent en effet exactement le type dentaire qu'elle permettait de prévoir. Et si l'on se base sur leur disposition, on peut admettre que, primitivement, les molaires des Mammifères avaient des tubercules disposés en rangées longitudinales pouvant contenir jusqu'à sept ou huit saillies : il y avait trois rangées à la mâchoire supérieure et deux à l'inférieure; la figure 57 indique comment se faisait l'articulation de celles-ci.

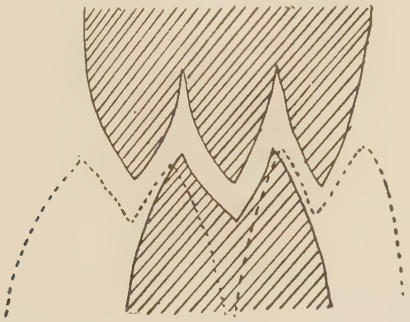


Fig. 57 - L'articulation des cuspides dans le type multituberculé primitif, d'après la théorie d'Anthony et Friant.

Quand on prend comme point de départ ce stade primitif, on constate que le développement des dents ne s'est pas fait par complication successive, comme le croyait la tritubercule; au contraire, il s'est produit par simplification progressive, les tubercules se réduisant en nombre par effacement ou fusion. Suivant le degré et le sens de ces phénomènes, on peut distinguer trois grands types.

Supposons un animal idéal pouvant effectuer avec sa mandibule des mouvements également développés dans tous les sens du plan horizontal, dans le sens antéro-postérieur et dans celui de la latéralité, on peut admettre que de telles conditions amèneront le développement d'un grand nombre de points de calcification, de même forme et d'égale importance; on aboutira à une surface de trituration garnie d'un grand nombre de cuspides se réunissant toutes par leur base et toutes sensiblement au même moment. Il en résultera le type connu sous le nom de « *bunodonte* » (dent à collines) comportant un grand nombre de cuspides semblables séparées par des vallées longitudinales et transversales qui ne sont pas plus profondes les une que les autres. Disons, en passant, qu'une vallée est d'autant plus profonde que son comblement est plus récent et la réunion des cuspides commandant ce comblement, on peut facilement reconnaître l'ordre chronologique de réunion des cuspides sur une dent adulte.

Si les mouvements de latéralité prédominent sur tous les autres mouvements horizontaux, l'excitation fonctionnelle s'exercera de telle sorte que les cuspides situées sur une même ligne longitudinale s'uniront entre elles avant de s'unir à leurs voisines latérales. Il en résultera une forme de dent dont la surface triturante sera composée de *rangées longitudinales* de tubercules. C'est le type « *bélodonte* » (en trait de flèche) de Friant. Dans la dent bélodonte les vallées intercuspidiennes longitudinales sont plus profondes que les vallées transversales. Nous avons un exemple de type intermédiaire établissant le passage entre le type bunodonte intégral et le type bélodonte très accusé, dans les molaires des Multituberculés de l'époque secondaire. (Voir fig. 52.) Les molaires dites « sélénodontes » des ruminants et celle du cheval se rattachent également à un type bélodonte originel.

Un troisième type est celui que Friant appelle « *tœchodonte* » (dent à murailles) et dans lequel les tubercules se réunissent dans le sens transversal avant de se réunir dans le sens longitudinal; ce type est en rapport avec la prédominance ou l'exclusivité des mouvements horizontaux dans le sens antéro-postérieur.

Ce type tœchodonte particulièrement net chez les Proboscidiens, aboutit à la constitution de dents jugales présentant des crêtes transversales (Mastodontes, Dinotherium, Eléphants). Beaucoup de Rongeurs présentent ce type. C'est la forme « lophodonte » (dent à crêtes) des classiques.

Si, chez des formes déjà différenciées dans le sens bélodonte ou dans le sens tœchodonte, il se produit d'importants mouvements dans le sens perpendiculaire au sens originel qui a déterminé la bélodontie ou la tœchodontie caractérisée, nous aurons une disposition en damier que Friant nomme le type « *abachodonte* » (dent en damier), très comparable au type *bunodonte*, mais avec des vallées généralement plus profondes; tout se passe comme s'il y avait retour à la forme primitive que Friant pose

comme possible : c'est un *faux retour ancestral* caractéristique de l'évolution; telles sont, à un faible degré, les dents jugales du *Rhinocéros*, qui présentent d'abord une réunion longitudinale (type bélodonte originel) puis des réunions qui tendent à devenir transversales. A cette catégorie se rattachent aussi les dents jugales des *Léporidés*, les dents du *Cheval* et de nombreux Rongeurs de groupes variés. Chez la plupart de ces formes, l'abachodontie succèderait à une tœchodontie originelle.

D'ailleurs, comme pour les bunodontes, on peut admettre qu'il n'y a pas de bélodontes ni de tœchodontes absolument purs, mais partout une tendance plus ou moins marquée à l'abachodontie qui est une sorte de retour à la bunodontie considérée, de façon idéale par Friant, comme le type originel possible, c'est-à-dire comme le point de départ de sa théorie.

Il se fait toujours des réunions dans le sens longitudinal et dans le sens transversal, mais ce qu'il importe de considérer pour distinguer des types morphologiques, ce sont seulement *les réunions qui se font les premières.* C'est ainsi que chez les Eléphants, tœchodontes les plus typiques, il se fait cependant, tout à fait à la fin de l'évolution de la dent, des réunions longitudinales, les lamelles résultant des unions transversales précoces se soudant finalement par leur base.

En bref, Friant explique idéalement la dentition jugale des Mammifères comme pouvant partir d'un type *bunodonte* qui répondrait à l'établissement des mouvements de la mandibule dans le plan horizontal. Du point de vue de l'évolution progressive, ce type correspondrait à la *phase préparante.*

De ce type, suivant la prédominance des mouvements de la mandibule dans les sens de la latéralité ou de l'antériorité, toujours dans le plan horizontal, on passe au type *bélodonte* ou au type tœchodonte. Du point de vue de l'évolution progressive, ces différents types correspondraient à la *phase d'épanouissement avec modifications adaptatives.*

Enfin, l'un de ces deux types étant constitué, des mouvements dans le sens perpendiculaire à celui qui a présidé à sa formation, font apparaître le type *abachodonte* qui fait retour, en quelque sorte, à la bunodontie primitive. Du point de vue de l'évolution progressive, ce type correspondrait à la *phase de décadence.*

Nous avons ainsi une idée du mode de constitution des dents des Ongulés, des Rongeurs, des Proboscidiens et d'un certain nombre d'autres formes en jugeant par analogie.

Après avoir expliqué sa façon de concevoir les choses, Friant essaye d'aboutir à une théorie systématique, en l'espèce phylogénique.

Comment se présentaient les dents jugales chez les *Mammifères primitifs?* On se heurte à de nombreuses difficultés.

D'abord parce que les animaux les plus anciens que nous connaissons ne sont pas toujours plus archaïques dans leur morphologie que les animaux qui les ont suivis. Parmi ceux que nous plaçons à l'origine des groupes, on voit des types complexes et

des types simples, tout aussi bien que parmi les animaux d'aujourd'hui. Ce que nous avons dit pour les animaux est valable pour les végétaux. *Un fossile n'est pas obligatoirement plus primitif qu'un individu actuel.* (Fig 58).

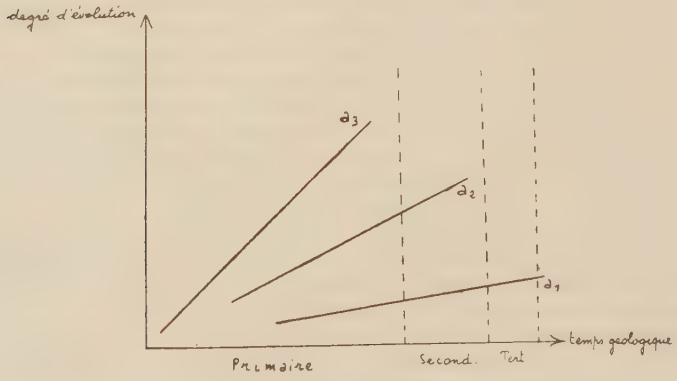


Fig 58 - (d'après Caussen)

L'espèce actuelle peut posséder le caractère A sous sa forme a_1 primitive ; une espèce du Secondaire peut avoir ce même caractère A sous la forme a_2 plus évoluée ; une espèce du Primaire peut avoir le caractère A sous la forme a_3 encore plus évoluée.

D'où, un fossile ne nous montre pas obligatoirement l'état primitif des caractères que l'on y trouve.

Dans le même phylum, tous les caractères n'évoluent pas avec la même rapidité : dans le même phylum, on pourra trouver des caractères évolués et des caractères primitifs.

Il faut, d'ailleurs, savoir que les couches antérieures à celles que nous pouvons étudier sont métamorphosées aujourd'hui et que nous ignorerons toujours la faune et la flore qu'elles contenaient. Il ne faut pas oublier, non plus, que nos découvertes paléontologiques sont loin d'être complètes et que nous ne sommes pas près de connaître tout ce que renferment les couches géologiques qui nous sont accessibles, sans parler de celles qui ne le sont pas.

Ensuite, l'évolution ne s'accomplit pas nécessairement de la simplicité de la forme à la complexité de la forme. Les actions qui se sont successivement produites déterminent sans doute une augmentation croissante de la complexité intime, mais non pas nécessairement de la complexité morphologique. C'est ainsi que les *Cestodes parasites* ont subi les actions qui en ont fait des *parasites*, en plus des actions qu'ont subies les formes libres dont ils proviennent, cependant ils sont morphologiquement plus simples.

Enfin, ce qui caractérise les Mammifères parmi les autres Vertébrés et au point de vue restreint que nous envisageons, ce sont les mouvements de la mâchoire inférieure *dans le plan horizontal*, mouvements qui sont corrélatifs d'une complication de l'appareil musculaire masticateur par rapport à ce qu'il est chez les Poissons, chez les Batraciens et chez les Reptiles, lesquels ne paraissent avoir et avoir eu, pour la plupart, que des *mouvements verticaux* de la mâchoire inférieure, ne mastiquant pas, avalant leur nourriture que leurs dents ne servent qu'à retenir. Les Mammifères qui ne possèdent que des mouvements verticaux de la mâchoire inférieure, ont acquis secondairement ce caractère physiologique.

C'est sans doute, l'établissement de ces mouvements dans le plan horizontal, qui a abouti à la constitution des dents compliquées des Mammifères.

Mais à quel moment de l'évolution ce changement important s'est-il produit? Peut-être était-il déjà réalisé avant que n'aient été acquis l'ensemble des autres caractères sur lesquels se base la définition du Mammifère? Les Théromorphes, en effet, sont des Reptiles fossiles hétérodontes avec des dents compliquées, parfois assez voisines des dents mammaliennes, c'est d'eux que les Mammifères seraient descendus.

De ces considérations, il résulte qu'il est naturel de ne pas s'en laisser imposer par les types morphologiquement les plus simples, lorsqu'on recherche quelles peuvent avoir été les premières formes dentaires mammaliennes.

Les Mammifères les plus anciens, de l'époque Secondaire, connus presque uniquement par leur dentition, constituent deux groupes distincts : les uns ont des dents formées de trois pointes, ce sont les *Triconodontes*, les autres présentent des molaires ayant de nombreux tubercules, ce sont les *Multituberculés*.

Duquel de ces deux groupes est-il le plus naturel de partir? La forme triconodonte s'observe aussi bien à l'époque actuelle qu'aux époques antérieures; elle existe aujourd'hui chez de nombreux *Carnivores pinnipèdes;* beaucoup de *Carnivores fissipèdes* présentent des dents jugales tendant vers cette disposition et Friant a montré que celle-ci est due, le plus souvent, soit à la *petite taille* des animaux auxquels elle appartient, soit à une *régression adaptative* dont on suit facilement les étapes, comme chez les Pinnipèdes et même, d'une façon plus générale, chez tous les Carnivores. La forme triconodonte à pointe médiane avec deux autres, plus petites, antérieure et postérieure, sur une même ligne, n'est pas caractéristique des Mammifères secondaires; à toutes les époques, il y a eu des types de dentition sectoriale tendant vers la triconodontie.

Par contre, la forme multituberculée, caractérisée, en principe, par des molaires présentant de nombreux tubercules disposés en trois rangées longitudinales au maxillaire supérieur et deux rangées au maxillaire inférieur, ne peut, en aucune manière, être interprétée soit dans le sens d'une régression, soit comme étant en rapport avec des conditions d'ordre géométrique.

Si on la retrouve, qu'elle soit d'origine primitive ou qu'elle soit d'origine secondaire (abachodontie de FRIANT), chez certains *Rongeurs* actuels de la famille des *Muridés*, par exemple, elle est néanmoins nettement caractéristique de formes anciennes : non seulement elle se montre réalisée à l'époque secondaire chez les animaux rassemblés sous le nom de *Multituberculés* et où les molaires affectent un type légèrement bélodonte à peine dégagé de la bunodontie (exemple : *Cimolomys Marsh.*, Crétacé moyen et supérieur d'Amérique) (Fig 59), mais encore chez les

Fig. 59 - Molaire supérieure de *Cimolomys gracilis*. Bélodontie peu accentuée avec trois rangées de tubercules. Avant-dernière molaire inférieure de *Cimolomys nitidus*. Bélodontie peu accentuée avec deux rangées de tubercules. (D'après Friant)

Condylarthres primitifs (Eocène inférieur), d'où l'on fait dériver les *Ongulés périssodactyles;* les Condylarthres sont très proches des *Créodontes* qui, comme eux, sont des formes généralisées, sans caractères spécialisés; des Créodontes dérivent les *Carnivores.* On retrouve la forme multituberculée chez les *Insectivores* anciens tels que *Galerix exilis Blainv.*, du Miocène. En somme, on la rencontre chez les plus nombreux des Mammifères.

Il faut remarquer, enfin, que nous retrouvons des variantes de cette disposition à peu près dans toutes les dents jugales mammaliennes, lorsqu'elles sont compliquées.

La théorie de *l'excitation fonctionnelle*, vraiment explicative, s'adapte particulièrement bien à une hypothèse qui ferait dériver les dents mammaliennes de formes analogues à celles des Multituberculés de l'époque secondaire. En effet, la présence du massif facial dont l'architecture est en rapport avec l'importance de muscles masticateurs, impose, surtout chez un animal dont la mâchoire inférieure est capable d'importants mouvements dans le sens de la latéralité, plus de largeur aux dents jugales supérieures qu'aux inférieures; celles-ci sont certainement placées, d'autre part, dans des conditions qui doivent contribuer à les diminuer dans le sens transversal : l'existence de la langue et le fait qu'elles prennent attache sur un os aminci par la présence des muscles qui l'entourent, masséter et ptérygoïdien interne.

C'est avec cette différence de largeur des dents jugales inférieures et supérieures que paraît être en rapport le fait capital que les secondes ont trois rangées de tubercules, tandis que les premières n'en ont que deux, ce qui correspond, d'ailleurs, aux deux positions extrêmes que paraît, dans les mouvements de latéralité, pouvoir prendre la mâchoire inférieure par rapport à la supérieure (Voir fig. 57). C'est justement le type réalisé par les Multituberculés et par les Condylarthres primitifs.

Et Friant est conduit à proposer une nomenclature basée sur cette hypothèse que le *type originel des molaires mammaliennes est un type buno-bélodonte avec trois rangées de tubercules en haut et deux en bas* (Multituberculés).

Au maxillaire supérieur, il nomme les rangées antéro-postérieures :

Vestibulaire ou externe,
Intermédiaire,
Linguale, ou mieux palatine, ou interne;

Et au maxillaire inférieur :

Vestibulaire, ou externe,
Linguale, ou interne.

Supposons que dans chacune de ces rangées, les tubercules soient au nombre de trois (en réalité, ils sont souvent plus nombreux), voici les dénominations que Friant donne à chacun d'eux en ce qui concerne la mâchoire supérieure :

Mésio-vestibulaire (m. v.)	Intermédiaire distal (i. d.)
Vestibulaire moyen (v. m.)	Mésio-lingual (m. l.)
Disto-vestibulaire (d. v.)	Lingual moyen (l. m.)
Intermédiaire mésial (i. m.)	Disto-lingual (d. l.)
Intermédiaire moyen (i. mo.)	

A la mâchoire inférieure, les cuspides existantes, vestibulaires et lingales, sont nommées de la même façon.

Du type *buno-bélodonte* caractéristique des *Multituberculés*, on passe aisément à un type plus franchement *bélodonte* mais encore buno-bélodonte réalisé chez les *Condylarthres* les plus primitifs (*G. Phenacodus* de l'Eocène inférieur) dont on s'accorde à faire dériver les *Ongulés périssodactyles*. (Voir fig. 60.)

Fig. 60 — *Phenacodus primaevus* - Cope : 1ère molaire définitive supérieure droite. Tendance à la disparition de la rangée intermédiaire. (D'après Friant)

Du Phenacodus on passe aussi aux *Hyracothériinés* les plus anciens (Eocène d'Europe et du Nord-Amérique) : *Hyracotherium* du London Clay et *Propalæotherium* (Eocène moyen). Dans le cas des Hyracothériinés, tout se passe comme si le type primitif buno-bélodonte à six tubercules égaux ou sub-égaux (Phenacodus) avait subi une régression partielle au niveau des tubercules intermédiaires des molaires supérieures, la rangée des tubercules intermédiaires disparaissant peu à peu. Ceci nous permet de comprendre la molaire supérieure des *Rhinocéridés* qui se déduit de celles des *Hyracothériinés :* au niveau de cette molaire supérieure les tubercules intermédiaires ont disparu. La molaire inférieure des *Rhinocéridés* paraît avoir subi une

régression comparable, la rangée linguale des tubercules tendant à disparaître. (Fig. 61.) Chez le *Cheval*, il semble que la rangée

Fig 61 - Rhinoceros simus (jeune) : 3e molaire temporaire inférieure gauche. Face triturante cuspidée. Régression de la rangée linguale : vestige du tubercule antérieur réduit à l'état de crête. Disposition des tubercules lingual moyen et disto-lingual du Cheval. (D'après Frisant).

intermédiaire a disparu aux molaires supérieures et le petit tubercule isolé placé du côté lingual paraît être un exemple de formation secondaire sur laquelle nous reviendrons.

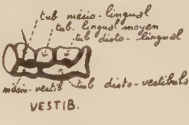


Fig. 62 - Equus caballus (jeune) : Seconde molaire temporaire inférieure gauche. Face triturante cuspidée. La rangée linguale est complète. (D'après Frisant)

En bref, partant d'un type *buno-bélodonte* à trois rangées supérieures de tubercules et à deux rangées inférieures en rapport avec des mouvements développés, dans le plan horizontal, surtout dans le sens de la latéralité, nous avons passé à un type plus franchement *bélodonte* et enfin a un type toujours bélodonte, mais caractérisé par la disparition de la rangée intermédiaire.

Ce processus de réduction se continue chez les *Carnivores*. Chez eux, on trouve toujours aux molaires supérieures des types actuels les moins spécialisés (*Ursidés*, par exemple) une rangée de tubercules vestibulaires et une rangée de tubercules palatins. On admet que la rangée intermédiaire a disparu mais elle a existé chez certaines formes très primitives classées parmi les *Créodontes*. (Fig. 63 et 64.)

Fig. 63 - Ursus : Molaire supérieure, type bélodonte à 2 rangées de tubercules.

Fig. 64 - Arctocyon Gervaisi (Eocène inf. de Cernay). Seconde molaire définitive supérieure. Trois rangées de tubercules chez les Créodontes primitifs où le type buno-bélodonte est réalisé. Tendance à la disparition de la rangée intermédiaire.

Lorsque les mouvements de la mandibule se réduisent à des mouvements verticaux, ce qui existe chez les Carnivores les plus évolués, la rangée palatine elle-même tend à disparaître. C'est

ainsi qu'il ne subsiste au niveau de la quatrième prémolaire (carnassière de Cuvier) qu'un tubercule mésio-lingual (protocône de la théorie tituberculaire). (Fig. 65.)

Fig. 65. — *Canis familiaris* L. : 4e prémolaire supérieure (Carnassière de Cuvier). Disparition presque complète de la rangée linguale de tubercules ; seul subsiste un tubercule mésio-lingual très petit. (D'après Friant)

Chez les *Félidés*, il en est de même, mais les molaires postérieures sont en voie de disparition, la seconde molaire ayant même complètement disparu.

Au maxillaire inférieur, la rangée linguale n'existe plus du tout chez les *Félidés;* elle n'est représentée, chez les *Canidés*, qu'à la partie postérieure de la première molaire, M_1 (carnassière) et à la seconde molaire, M_2, d'ailleurs en voie de régression.

Cette régression se poursuit chez les *Pinnipèdes* où les dents prennent, aussi bien en haut qu'en bas, de plus en plus, la forme *haplodonte* par simplification, c'est-à-dire réduction à une seule cuspide. (Fig. 66.)

Fig. 66. — *Otaria jubata* Forster (Pinnipède). Une dent vue par sa face linguale. La disparition de la rangée linguale de tubercules est complète. Forme haplodonte par simplification. (D'après Friant).

Le type haplodonte est enfin réalisé intégralement chez les *Delphinidés.*

Un autre mode de simplification opère par *fusion*, c'est-à-dire réunion extrêmement précoce des deux rangées de tubercules, linguale et vestibulaire, après disparition de la rangée intermédiaire. C'est le cas de *l'Oryctérope.* (Fig. 67.)

Fig. 67. — *Orycteropus æthiopicus* Sundev (Jeune). Dent jugale inf^re avant l'abrasion : les deux tubercules correspondent chacun à deux tubercules qui se sont fusionnés. (D'après Friant).

Ainsi, la modification du type primitif se poursuit :

1° Par réduction du nombre des rangées longitudinales originelles de tubercules chez les Ongulés et les Carnivores fissipèdes;

2° Par simplification de chaque dent prise en particulier, chez les Pinnipèdes et les Odontocètes : le type triconodonte, puis le type haplodonte se réalisant ainsi successivement;

3° Par fusion, chez les Oryctéropes (détachés de très bonne heure de la souche des Condylarthres, d'après ANTHONY) des rangées longitudinales précédemment réduites à deux à la mâchoire supérieure.

Le type primitif peut encore se modifier en passant de la bélodontie à la *tœchodontie*, si les mouvements horizontaux de la mâchoire inférieure se produisent principalement dans le sens autéro-postérieur au lieu de se produire surtout dans le sens de la latéralité. A ce type tœchodonte se rattachent les *Proboscidiens* et les *Rongeurs*, de même que les Oryctéropes. Ce type s'établit chez le *Rhinocéros* aux dépens d'une bélodontie primitive, ainsi que chez le *Tapir*. Un reste de la bélodontie primitive s'observe chez le *Mœritherium*, type aucestral des *Proboscidiens*, où, à la mâchoire supérieure, les prémolaires sont bélodontes alors que les autres dents jugales supérieures et inférieures sont tœchodontes : on peut admettre que le *Mœritherium* dérive d'un *Condylarthre* primitif, qu'il est secondairement devenu tœchodonte, les prémolaires supérieures ayant gardé le type originel (Fig. 68).

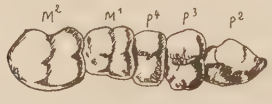


Fig. 68 – *Mœritherium Lyonsi* Andrews.
(Eocène sup.ᵉ du Fayoum).
Dents jugales supérieures droites.
Les prémolaires sont bélodontes ; les molaires sont tœchodontes.
(D'après Friant)

Chez *Palæomastodon* et *Tetrabelodon* la tœchodontie s'affirme ; elle est poussée à l'extrême chez les *Eléphants*.

Un autre processus qu'on observe très nettement chez les *Proboscidiens* et beaucoup de *Rongeurs*, est celui de la *multiplication* des tubercules. Il ne s'agit pas ici de la multiplication des crêtes transversales, c'est-à-dire des paires de tubercules fondamentaux, telle qu'on l'observe au cours de la série des Proboscidiens en passant du type *trilophodonte* (*Tétrabelodon*) au type *tétralophodonte* et qui se poursuit chez les *Stégodontes* et chez les *Eléphants* où ces crêtes transversales atteignent le nombre de vingt et plus au niveau de la dernière molaire d'*Elephas indicus L.* et d'*Elephas primigenius Blum.*, par exemple. Ce dont il s'agit, c'est de la *dissociation des crêtes fondamentales en tubercules secondaires* dont il résulte que chaque crête d'une dent d'Eléphant, au lieu de ne compter que deux tubercules, en comporte un très grand nombre. L'origine bicuspidienne se retrouve en examinant la dent par l'intérieur de la chambre pulpaire.

Ce processus de développement de tubercules secondaires accessoires atteint son maximum chez les Eléphants du Quaternaire et de l'époque actuelle (Voir fig. 69).

Fig. 69 — Lamelle constitutive correspondant à une crête d'une 3e molaire inférieure de fait d'Eléphant d'Asie (Elephas indicus L.) avant sa réunion aux lamelles voisines, pour montrer la production secondaire de tubercules accessoires. Face postérieure. (D'après Friant).

Il débute déjà chez Tetrabelodon et c'est lui qu'exprime la division que font les paléontologistes des Proboscidiens primitifs en deux séries :

1) Série *zygolophodonte*, à crêtes simples;

2) Série *bunolophodonte*, à crêtes multituberculaires.

Il se développe également chez les Proboscidiens des tubercules secondaires accessoires dans les vallées.

Ce mode de complication s'observe aussi chez les *Rongeurs* à dents jugales tubulées (*Hystrix*, par exemple).

D'après Friant, ce processus de multiplication est extrêmement général. On en observe un début chez les *Equidés;* de même, on doit lui rapporter la forme denticulée des incisives des *Galéopithécidés* (Dermoptères).

Un autre mode de multiplication est aussi celui qui se produit au niveau du *cingulum :* Exemple : rangée palatine de tubercules à la première molaire supérieure des *Canidés*.

Ce même processus se retrouve chez quelques *Insectivores* (*Potamogale*).

Les *Primates* dérivent vraisemblablement d'un type *bélodonte* dont les rangées de tubercules se sont réduites à deux à la mâchoire supérieure et qui évoluent les uns dans le sens d'une *bélodontie* plus accentuée, les autres dans le sens de la *tœchodontie*.

L'*Homme* réaliserait un type *bunodonte*, caractérisé par l'égalité sensible des vallées transversales et longitudinales, et qui se serait secondairement établi.

Si l'on jette un regard d'ensemble sur la théorie de la *Multituberculie*, on voit qu'elle prend, en quelque sorte, le contrepied de celle de la *Trituberculie* puisqu'elle présente l'évolution des molaires comme *allant du complexe au simple*, au lieu du simple

au complexe. Très générale, elle offre le grand avantage de s'appuyer sur un des principes fondamentaux de l'évolution; elle ne se contente donc pas de retracer des transformations possibles; elle rattache constamment la *forme* à la *fonction*, essayant d'expliquer les causes de la première. Enfin, elle rend compte de la structure des molaires de tous les Mammifères, y inclus les ordres que les autres théories avaient laissés de côté (Proboscidiens et Rongeurs).

« Mais il s'agit là d'une thèse encore jeune; elle ne s'appuie vraiment que sur l'étude détaillée de quelques groupes. Elle est susceptible de subir certains remaniements; elle a besoin d'être complétée sur différents points. Il n'en demeure pas moins qu'elle présente la formation des molaires sous un jour nouveau et avec des arguments qui méritent réflexion » (Vallois).

Patte, de Poitiers, est beaucoup moins indulgent à l'égard de la théorie de Friant. Pour lui, l'histoire des Rongeurs ne va pas contre la théorie trituberculaire; s'il n'existe pas de molaire de Rongeur simplement tuberculée, il n'en est pas moins vrai que les deux plus anciens représentants de l'ordre son *Paramys* et *Sciuravus* de l'Eocène inférieur (ou Sparnacien) et que Teilhard de Chardin a reconnu que les cuspides des molaires supérieures de *Paramys* formaient un dessin tuberculaire très net avec ou sans hypocône. — Les Rongeurs constituent d'ailleurs un groupe très isolé des divers Mammifères actuels et fossiles, et très spécialisé; les premiers représentants connus sont donc très loin de représenter un type primitif.

Quant aux *Proboscidiens* que Friant rapproche des Rongeurs, ils ne sont, évidemment, représentés par aucune forme tuberculée. Mais que savions-nous de leurs formes anciennes avant les découvertes en Egypte de date relativement récente ? Nous ne connaissons que des formes tardives de l'Eocène supérieur, des ancêtres plus reculés restent à découvrir Or, ce que nous savons de leur phylogénie est un exemple remarquable du passage d'un type quadrituberculé simple (donc facile à faire dériver d'un plan trituberculé), *Mœritherium*, à un type plurituberculé.

Friant pense que la haute ancienneté des *Multituberculés* s'oppose à la théorie trituberculaire. Patte fait justement remarquer combien il est dangereux de se baser sur les anciennetés relatives des groupes dans l'état actuel de nos connaissances; nous ne connaissons presque rien des formes du Secondaire. Il n'est pas impossible qu'on finisse par admettre à nouveau l'âge triasique des *Tritylodon* africains. Il est évident que nous ne connaissons pas les ancêtres des Multituberculés; ceux qui ont été découverts sont très spécialisés; la réduction de leur formule dentaire en témoigne, à moins que l'on admette qu'ils dérivent d'un autre ancêtre reptilien que les autres Mammifères. Par comparaison, on peut dire aussi que leur multituberculie indique que nous n'avons pas affaire à des types primitifs; en effet, ce caractère s'accentue, au cours de l'évolution, chez les Multituberculés et il s'observe toujours dans des formes déjà évoluées des autres groupes (*Ursidæ*, *Suidæ*, etc...).

Mais, pour de simples raisons de probabilités de trouvaille, il est aussi évident que les plus anciens *Triconodontes* et *Trituberculés* nous sont ignorés aussi.

Patte fait aussi remarquer qu'actuellement les Multituberculés ne sont pas les plus anciens Mammifères connus, *Dromatherium* et *Microconodon* du Trias supérieur de la Caroline du Nord sont à molaires tricuspides (triconodontes non trituberculées) tandis que les plus anciens Multituberculés, *Microlestes*, *Tritylodon*, n'apparaissent que dans le Jurassique inférieur (ou Rhétien), soit en Allemagne, soit en Afrique australe. En réalité, les *Dromatheriidæ* ne peuvent pas être, plus que les *Multituberculés*, considérés comme les ancêtres des Mammifères actuels; comme Simpson l'a établi, il en est de même pour la plupart des Mammifères mésozoïques, c'est-à-dire de l'époque Secondaire. Le plus ancien type tuberculaire (s. str.) actuellement connu n'est représenté que par l'*Amphitherium* de la partie supérieure du Jurassique moyen (ou Bathonien). Le buisson des formes diverses trituberculées et triconodontes paraît devoir envelopper le rameau ancestral inconnu des Mammifères actuels.

Friant considère que les dents simples ne sont pas toujours les plus anciennes. C'est ainsi que les dents haplodontes des Cétodontes sont simples par régression; de même que certaines dents des Félins (prémolaires et carnassière inférieures). Mais toutes les dents coniques ou simples ne doivent pas être tenues pour des formes en régression.

Beaucoup de types dentaires tricuspides appartiennent à des animaux à dentition régressée ou de petite taille; la petite taille entraînerait une simplification, pour Friant. Mais la majorité des Multituberculés sont de petite, parfois de très petite taille (*Triglyphus*, *Cymolomys*) ou, ont de toutes petites dents. Cependant, il est évident que certaines complications ne sont pas compatibles avec une taille extrêmement petite. D'où, il semble particulièrement difficile de discuter l'origine des types dentaires, puisqu'il est admis que les plus anciens Mammifères étaient de très petite taille; mais comme il existe des espèces possédant des dents aussi petites que celles des Trituberculés les plus anciens, et pourtant plus compliquées, l'étude des formes reculées reste fructueuse.

Si l'effet de l'accroissement de taille (Baillarger) sur la complication de la morphologie dentaire était absolument démontré, cela n'irait en aucune façon contre la théorie trituberculaire; bien au contraire, l'évolution à partir de petites formes trituberculées vers des types plus grands à molaires plus compliquées s'expliquerait ainsi aisément. Enfin, si les formes tricuspides ou trituberculaires simples sont liées à la petite taille, cela corrobore la théorie de l'origine trituberculaire (même celle qui admet la descendance à partir des types haplodonte et triconodonte) puisque ces types seraient obligatoirement celui des petites espèces ancestrales.

Friant cherche à expliquer la morphologie des divers types de dents par les mouvements de la mâchoire inférieure avant l'éruption. Remarquons tout de suite que dès que l'on admet l'hérédité, les mouvements de l'embryon sont eux-mêmes déterminés par elle et apparaissent comme le résultat de toutes les acquisitions accumulées depuis toujours; dès lors la phylogénie doit déterminer l'ontogénie.

C'est ainsi que, d'après Friant, le plan « bélodonte » (rangées longitudinales de cuspides) serait en rapport avec des mouvements de latéralité de la mandibule prédominant sur tous les autres mouvements horizontaux. — Les molaires « tœchodontes » sont celles où les cuspides se réunissent en rangées transversales avant de s'unir dans le sens longitudinal; elles sont en relation avec les mouvements de la mandibule dans le sens antéro-postérieur.

Les explications mécaniques qu'il en donne, et sur lesquelles nous nous sommes étendu ci-dessus, ne sont pas évidentes et la *mécanique tœchodonte* peut être transposée à la *mécanique bélodonte*. — On se rend très mal compte de la transmission des effets mécaniques dans la profondeur de la mandibule; en admettant qu'elle puisse s'effectuer simplement, on peut faire le raisonnement inverse de celui qui a été proposé pour expliquer le type *tœchodonte* : dans le frottement entre la mandibule et la portion maxillaire, l'effet varie suivant le point considéré d'une section transversale, la pression étant plus forte sur les parties saillantes que sur les parties latérales (Patte).

L'explication de Friant ne rend aucunement compte de ce fait que chez les Rhinocéros, l'union des cuspides se fasse transversalement puis longitudinalement : il faudrait une modification dans le sens du mouvement, modification en rapport avec une variation de la forme du condyle et que rien n'indique. — L'explication ne rend également pas compte des crêtes obliques; elle est encore plus en défaut lorsqu'il s'agit, comme chez l'*Hystrix*, de crêtes transversales de cuspides entourées d'une ceinture continue (Voir fig. 70).

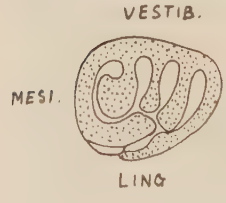


Fig 70 : Molaire temporaire supérieure (Mt^4) droite d'*Hystrix* sp jeune, vue par sa face occlusale

On ne comprend pas davantage pourquoi, chez les *Léporidés*, la réunion des cuspides s'opère transversalement puis longitudinalement à la mandibule et dans l'ordre inverse à la mâchoire supérieure.

D'ailleurs, il est impossible de trouver un exemple de vrai type bélodonte, et la bélodontie vraie comme la tœchodontie vraie restent de simples vues schématiques de l'esprit.

Pourtant un Multituberculé, *Tritylodon longævus* du Rhétien du Basutoland, paraît être le type le plus franc de bélodontie que l'on puisse imaginer, mais il témoigne nettement contre les explications proposées par Friant (Patte) : ses molaires sont formées de rangées longitudinales de cuspides, rangées séparées par des sillons parallèles; ceux-ci sont si bien alignés qu'ils constituent deux glissières remarquables qui indiquent nettement comment se faisait la mastication, du type propalinal, contrairement à ce que voudrait la théorie proposée. Ce mouvement antéro-postérieur parfaitement guidé concorde avec l'existence d'une seule incisive inférieure ce qui rappelle la disposition réalisée chez les Rongeurs (mais chez le *Lapin*, le mouvement de mastication est transversal), de plus la prémolaire coupante et striée qui a valu leur nom aux *Plagiaulacidæ* (dent disposée longitudinalement comme une scie) fournit une indication concordante puisque les molaires de ces derniers Multituberculés sont de même type que celles des *Tritylodon;* ce type de mouvement a déjà été évoqué au sujet des *Plagiaulacidæ* par Simpson et par Osborn pour expliquer le mode d'usure observé chez *Ctenacodon.*

De plus, comment expliquer que, mécaniquement, les excitations entraînent la formation de dents de lait très voisines des dents définitives, puisque ces dernières achèvent de se former alors que l'entrée en jeu des premières a modifié certainement les conditions ! Cela pourrait tenir, à la rigueur, à ce que les mouvements de la mandibule sont les mêmes, par suite de l'effet combiné de l'hérédité et de la forme du condyle. Mais il y aurait encore à expliquer comment l'effet serait sensiblement identique dans le cas des dents de lait et des dents définitives, celles-ci se formant, en quelque sorte, à un étage inférieur, étant même, la plupart du temps, comme coiffées par les premières. — Si l'on se reporte à la denture des *Squales*, on peut se demander comment les dents de remplacement successives sont identiques alors qu'elles se forment les unes au-dessous des autres, dans des conditions d'orientation et de profondeur différentes.

Enfin, comment expliquer ce fait remarquable que des dents parfois bien conformées puissent se produire dans le cas d'anomalie de siège (dents implantées dans le malaire, etc...) ou simplement dans le cas d'anomalie de direction; comment même expliquer ces anomalies ? On ne peut pas invoquer une hérédité conciliable avec ces théories mécanistes, car, ou bien ces actions mécaniques n'ont que des effets incapables de troubler la lente et régulière évolution phylogénétique des dents, ou bien elles ont perdu, pour une mystérieuse raison, toute efficacité depuis la fixation du type.

Mais les dents successives ne sont pas toujours identiques (cas du *Lagostomus trichodactylus*), comment expliquer alors par

quel heureux choix de circonstances, les mouvements de la mandibule armée des dents de lait, préparent la forme de dents adaptées à d'autres conditions, en particulier d'autres régimes.

La théorie multituberculaire ne peut pas prétendre être plus explicative que la trituberculaire. D'après les recherches de Retterer, tout ce que les influences mécaniques peuvent actuellement expliquer, c'est avec une épaisseur variable de l'émail, le plus ou moins grand développement en hauteur des dents à croissance continue, et peut-être, lorsqu'il est amorcé, le développement orthogénétique de l'hypsélodontie. Il ne faut pas espérer trouver pour le développement des dents, des explications mécaniques alors que celles-ci sont impossibles pour le reste de l'organisme.

D'après la théorie de la multituberculie, les formes ancestrales sont multituberculées, mais les formes invoquées prouvent que ce multituberculisme ne peut être pris que dans un sens très large.

Si l'on ne considère que les véritables Multituberculés, c'est-à-dire les types très spéciaux du Secondaire et de l'Eocène que tout le monde s'accorde à placer à part, on constate qu'il est impossible d'en faire dériver les autres Mammifères. Leur dentition est beaucoup trop spécialisée, il n'y a que trois à une incisives supérieures, une inférieure, il n'y a pas de canine; il est impossible d'en faire dériver la dentition d'autres formes; l'absence de canine les rapproche des Marsupiaux Diprotodontes qui s'en écartent par ailleurs. Simpson avait remarqué, dès 1928, que la théorie voulant que les Multituberculés soient les ancêtres de certains ou de tous les Placentaires, ne supporte pas l'analyse; aucun Multituberculé, après le Rhétien, n'a plus de deux molaires. Et Simpson relève d'autres différences anatomiques très profondes.

Il faut d'ailleurs remarquer que l'évolution des dents multituberculées ne s'est pas faite dans le sens d'une simplification, bien au contraire (Patte). Les plus multituberculés d'entre eux, au point de vue du nombre des cuspides, sont des formes tardives, de l'Eocène (*Ptilodus*, *Palæomastodon*). Ceux du Rhétien, les plus anciens connus, *Tritylodon*, *Oligokyphus*, *Hypsiprymnopsis*, *Microcleptes*, *Thomasia*, ont des molaires bien plus simples. Les molaires de *Microcleptes fissuræ* le sont à tel point qu'elles offrent une remarquable similitude avec celles de certains Reptiles Théromorphes (*Diademodon mastacus*) du Trias. En suivant la famille des *Plagiaulacidæ*, on constate que la dent se complique en passant du Jurassique supérieur au Crétacé supérieur (Simpson) (Fig. 71).

Les affinités signalées avec d'autres groupes, auxquels on a proposé de les rattacher, ont été méthodiquement discutées par Simpson; qu'il s'agisse de rapports avec les Marsupiaux, les Monotrèmes ou les Placentaires, aucune des comparaisons proposées ne résiste à l'analyse ou n'a de valeur.

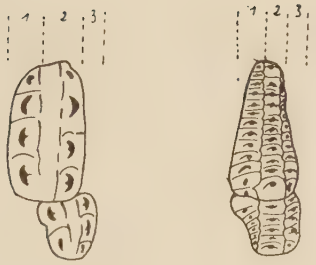


Fig. 71 – Complication progressive de la molaire multituberculée des Plagiaulacoïdes

A gauche, molaires sup^res droites de Plagiaulacidé du Jurassique supérieur.
A droite, Ptilodontidé du Crétacé supérieur.
1, 2, 3 : alignements longitudinaux de cuspides.
(imité de Simpson).

L'origine des Multituberculés peut, à l'inverse de ce que suppose la « *Polybuny theory* », être recherchée dans des formes triconodontes : on peut facilement faire dériver la dent multituberculée d'une dent encore aussi simple que celle de *Pachygeneleus* (Reptile décrit par Watson).

Dans la « *Polybuny theory* » les molaires des *Primates* dériveraient d'un type *bélodonte;* les exemples de réduction des cuspides sont indéniables chez l'*Homme*, mais il ne faut pas oublier que chez *Pelycodus*, le plus ancien Primate indubitable connu, le plan trituberculaire complexe est très net.

En résumé, la théorie *tritubercula*ire demeure une explication solide et utile; la *multituberculie* semble aller à l'encontre des observations paléontologiques; il paraît, en particulier, impossible que les Mammifères actuels descendent des Multituberculés.

Le développement morphologique des dents n'est pas plus explicable que celui de l'embryon à l'aide des conditions mécaniques ou physico-chimiques ambiantes actuelles. L'évolution ontogénique des dents est aussi mystérieuse que leur phylogénie parce qu'elles se développent profondément abritées au sein du tissu osseux et sont généralement indéformables une fois sorties. Pour expliquer, non une adaptation, mais une simple différenciation, bien peu de facteurs peuvent être invoqués; on peut envisager l'inégalité de nutrition des tissus suivant les points,

l'influence de pressions ou de vibrations dues aux mouvements de la mandibule avant ou après la naissance; on pourrait même envisager quelque chose d'analogue à l'*induction mitogénétique* de Gurwitch et aux *actions physiologiques* à distance de Magrou, ce qui se rapprocherait des interactions qui tiennent du chimisme et qui, par ailleurs, ont un rôle indéniable.

Toute cause doit agir sur la trajectoire évolutive des espèces, mais elle agit médiatement le plus souvent (Patte).

Une action de la *mastication* ne peut se faire sentir que dans le cas des *dents à croissance continue;* les observations sur les dents actuelles (Retterer) semblent montrer que l'effet de l'*usage* se borne à une *plus grande croissance* et à la *production* d'un émail plus épais. Les sections successives, en somme peu différentes, des dents prismatiques à croissance continue, semblent indiquer que le rôle de l'usage est bien faible. La paléontologie montre d'ailleurs que ces actions n'ont pas modifié le plan des dents dans les séries partant de la brachyodontie (où la dent sort indéformable) pour aboutir à l'hypsélodontie.

L'*hérédité* et la *tendance orthogénétique* peuvent seules expliquer le développement embryonnaire des dents aussi bien que des autres organes; les *divers facteurs actuels*, que l'on a pu invoquer, *n'ont vraisemblablement pas la précision désirable pour assurer la régularité des formes que nous constatons aussi bien dans une même espèce qu'à l'intérieur de groupes zoologiques beaucoup plus importants.*

L'*effet Baillarger* est presque nul et ne se fait sentir qu'avec un battement extrêmement grand : l'accroissement des dimensions ne crée le plus souvent que des possibilités, non des obligations (Patte).

Un *lien semble exister entre la finesse de l'émail et sa complication*, ainsi qu'*entre celle-ci et l'hypsélodontie.* On peut se demander si l'*hypsélodontie* et la *complication* vont de pair, parce que l'une entraîne l'autre ou parce que ces deux caractères s'exagèrent eux-mêmes, parallèlement, sans lien direct, au cours de l'évolution. C'est ainsi que chez les *Anthropomorphes*, G. L. Sera, après Selenka, a remarqué une relation entre le plissement de l'émail et la hauteur des denticules. Selenka établissait la série Orang - Chimpanzé - Gibbon - Dryopithèque - Homme et recherchait une *explication géométrique.* Pour Sera, il s'agit d'un *phénomène biologique* en rapport avec des modifications de la nutrition et de la mastication. — Il est bien difficile de décider entre les deux explications; il semble certain que l'émail d'une dent hypsélodonte peut se plisser plus facilement que celui d'une dent basse; *l'emploi d'émail fin et plissé au lieu d'émail grossier* est peut-être, ainsi que *la combinaison de la forme haute et d'un dessin compliqué*, un de ces exemples d'économie ou d'ingéniosité, c'est tout un, dont la nature fournit tant d'exemples.

Le *développement embryonnaire* est très comparable à l'*évolution des organes dans le temps.* On a fait souvent allusion aux

notions d'*orthogenèse* et d'*hérédité*, l'une n'est pas obligatoirement une notion plus mystique ou métaphysique que l'autre; il en est comme des notions de force et de vitesse; *elles touchent toutes deux aux attributs de la vie elle-même* (Patte).

Dès 1915, Aichel, à la suite de ses recherches sur la morphogenèse dentaire, posait les conclusions suivantes :

1) L'hypothèse de la différenciation des dents par la nutrition ne tient pas, pas plus que celle par les mouvements du condyle;

2) Quand la couronne s'extériorise, l'émail est constitué une fois pour toutes, il ne s'en forme plus; ses cellules génératrices sont mortes; donc la dent ne peut plus subir d'influence après son éruption;

3) L'hypothèse de la concrescence ne tient pas, car les exemples fournis sont pathologiques; la concrescence ne peut se produire qu'au stade *follicule* et n'explique pas la forme initiale;

4) Les sécrétions internes n'agissent pas sur la forme mais, seulement, sur la grosseur de la dent;

5) Les résultats tirés des dents sans racines, ne sont pas valables pour les autres;

6) Le manque de place peut influer sur la forme des dents et l'exemple des prémolaires enserrées par les racines des molaires de lait, est très démonstratif.

Au cours de la morphogenèse, on doit marquer trois étapes phylogénétiques :

1° Dent en cône, forme de papille dermique;

2° Les premiers tubercules, par réaction de la papille dermique aux forces de voisinage qui l'enserrent;

3° Variations — simplification ou plissement par excès ou par défaut des tissus modifiables;

et trois étapes ontogénétiques :

1° De la constitution du follicule, à la constitution de la couronne;

2° De la couronne à la fonction;

3° De la fonction à la chute.

Pour bien des faits que la nature offre à notre observation, il nous paraît être une erreur de vouloir trop expliquer et surtout toujours expliquer; c'est une impossibilité et cela le demeurera probablement.

Aussi bien nous croyons opportun de terminer cet exposé comme Henri Neuville terminait le sien qui visait, d'ailleurs, au même objet : « Le propre de la raison, a-t-on dit, est de pouvoir tout expliquer; n'étant pas porté vers cette confusion de la raison avec l'imagination, je me bornerai à constater l'impossibilité actuelle d'expliquer rationnellement tous les faits dont il s'agit. »

LIVRE V

Des Hominidés - De leur denture

LIVRE V

Des Hominidés - De leur denture

Chapitre I : Des Hominidés

Les *Hominidés* représentent le bourgeon terminal de l'évolution organique. Il est difficile de leur attribuer une place dans la classification zoologique. Du point de vue zoologique strict, les Hominidés constituent une famille de *Primates;* d'un point de vue plus général, si en dehors des données zoologiques on fait intervenir des données psychologiques, le développement particulier du psychisme humain fait de l'Homme un règne à part en Systématique.

Il n'y a pas lieu, ici, d'insister sur la genèse des caractères si particuliers aux Hominidés, caractères qui se groupent sous trois chefs différents :

— caractères liés à la station bipède.

— caractères fœtalisés,

— développement d'une extrême lenteur, qui permet un accroissement remarquable des zones d'association du cortex et en particulier de l'aire frontale, avec acquisition d'un langage articulé.

Comme nous l'avons mentionné dans le Livre I[er], si nous considérons l'évolution organique dans son ensemble, nous remarquons qu'elle tend vers un développement plus considérable du système nerveux et un affinement du psychisme, en se servant d'un phénomène de rajeunissement évolutif.

On ne connaît rien de précis sur l'origine de la lignée des Hominidés. On a tendance à en reculer l'ère d'apparition que l'on fait remonter à la fin de l'Oligocène, mais il ne s'agit là que d'une pure hypothèse car on manque de documents fossiles.

Seule la Paléontologie peut nous éclairer sur la vraie place de l'Homme dans la nature et on peut dire que c'est l'histoire paléontologique de l'Homme qui peut le mieux nous préciser la signification de l'évolution et de la vie.

L'histoire des Anthropomorphes nous apprend qu'ils prennent naissance à l'Eocène et acquièrent leur épanouissement au Miocène, ne laissant à l'heure actuelle que des formes reliques.

Une histoire analogue se rapporte aux Hominidés avec un certain décalage. Dès le début du Quaternaire, il y a une floraison d'Hominidés très différents les uns des autres, en divers points du globe; leur épanouissement correspond au déclin des Anthropomorphes; en langage historique on dit que les Hominidés *relaient* les Anthropomorphes.

L'évolution humaine s'est poursuivie pendant l'*ère quaternaire*, du moins celle que nous connaissons à l'heure actuelle, et il nous paraît nécessaire de préciser cette notion géologique d'ère quaternaire.

Le *Quaternaire* se divise en *Diluvium* (Déluge) ou *Pléistocène* (le plus récent) qui correspond au *Paléolithique*, expression d'archéologie préhistorique, et en *Alluvium* (Alluvions) ou *Holocène* (complètement récent) qui correspond au *Néolithique* et aux temps présents. Alors que l'Holocène représente une durée de dix à quinze mille ans environ à nos jours, le Pléistocène représente une durée de cinq cent mille à un million d'années environ.

Le Pléistocène correspond à la *période glaciaire* qui comprend elle-même plusieurs époques :

— glaciation de Gunz,
— interglaciaire,
— glaciation de Mindel,
— interglaciaire,
— glaciation de Riss,
— interglaciaire,
— glaciation de Wurm,
— postglaciaire.

} Certains auteurs n'y voient qu'une seule glaciation.

Le Paléolithique également reconnaît plusieurs périodes :

— à l'origine, un stade prodromique, de transition : c'est le *stade Préchelléen* ou *Eolithique;*

— puis, *cycle chelléo-moustérien* avec quelquefois *transition acheuléenne;*

— ensuite, *Paléolithique récent* avec les époques :

Aurignacien,
Solutréen,
Maydalénien,

qui ont été désignées d'après les noms des stations de découvertes les plus caractéristiques :

Station d'Aurignac (Haute-Garonne),
» de Solutré (Saône-et-Loire),
» de la Madeleine (Dordogne);

— enfin, un stade de transition avec le Néolithique : *stade Azilien* ou *Mésolithique.*

L'interglaciaire *Riss-Wurm* et la glaciation de *Wurm* correspondent *grosso modo* au *Moustérien;* le *Postglaciaire* correspond au *Paléolithique récent*, au *Mésolithique*, au *Néolithique* et aux *temps protohistoriques* et *historiques.*

La formation de l'*Homme* est la réponse donnée par l'évolution biologique aux changements climatiques qui se sont réalisés sur le globe. *L'Homme est le produit de l'époque glaciaire.*

L'évolution des *Hominidés* ne s'est pas réalisée en tous les points du globe, mais en des centres bien délimités de notre planète. On distingue quatre centres d'hominidisation :

Europe - Asie occidentale - Afrique du Nord (c'est l'Europe anthropologique),
Asie orientale (Chine),
Iles de la Sonde (Java),
Afrique méridionale et orientale (c'est l'Afrique anthropologique).

Le peuplement des autres régions du globe est récent. C'est ainsi qu'au *Mésolithique*, l'*Australie* est occupée par les premiers navigateurs et que les conditions climatiques ont permis la colonisation de l'*Amérique* par le détroit de Bering. L'Australie et l'Amérique sont colonisées par *Homo sapiens.*

C'est dans les quatre grands centres mentionnés que se sont développées les lignées hominidiennes. Il est possible qu'il y ait eu des *évolutions parallèles* dans chacune de ces régions : évolutions parallèles et indépendantes qui auraient donné naissance aux races actuelles. Mais il ne faut voir là qu'une hypothèse qui n'exclut nullement le fait qu'il y ait eu divers croisements entre les éléments des centres différents.

L'évolution des Hominidés pendant l'ère quaternaire s'est accomplie suivant trois strates évolutives différentes :

1) Le *stade Anthropien :* ce sont les *Préhominiens.*

Aujourd'hui nous connaissons six types fossiles représentatifs :

Pithecanthropus erectus (E. Dubois, Java, 1891).
Sinanthropus pekinensis (D. Black, Chine du Nord, 1927).
Africanthropus njarassensis (Kohl-Larsen, Afrique orientale, 1935).
Pithecanthropus robustus (von Kœnigswald, Java, 1939).
Meganthropus (von Kœnigswald, Java, 1941).
Gigantanthropus (von Kœnigswald, Chine du Sud, 1934-39).

Ces différents fossiles appartiennent au *Pléistocène inférieur* qui correspond à l'*Eolithique* du point de vue archéologique.

2) Le *stade Hominien :* ce sont les *Néanderthaliens.*

Ils constituent le g. *Palæanthropus* qui appartient au *Pléistocène moyen* qui correspond au *cycle chélléo-moustérien* du point de vue archéologique.

3) Le *stade Humain :* c'est *Homo sapiens,* qui constitue le g. *Neanthropus* appartenant au *Pléistocène supérieur* et à l'*Holocène* qui correspondent du point de vue archéologique au *Paléolithique récent,* au *Mésolithique* et au *Néolithique.*

La famille des *Hominidæ,* qui appartient à l'ordre des *Primates,* comprend :

1° Le pré-genre des *Anthropiens* ou *Préhominiens;*

2° Le genre des *Hominiens* avec :
les pré-espèces des *Hominiens (sensu stricto),*
l'espèce *Homo sapiens.*

Nous allons faire une étude aussi simple que possible de cette famille après avoir jeté un regard d'ensemble sur l'évolution des *Hominidés* en fonction de leur répartition géographique, dans le tableau synoptique suivant :

	Europe anthropologique	Afrique anthropologique	Asie orientale	Insulinde
Races actuelles *Homo sapiens recens*	R. europoïde	R. négroïde	R. mongoloïde	R. australoïde
Stade Humain *Homo sapiens fossilis* (Pléistocène) supérieur)	Cro-Magnon Chancelade Predmost, etc...	Homo capensis (Protoboschimans)	Homme de Choukoutien (Promongoloïde)	Homme de Wadjak (Protoaustraliens)
Stade Hominien *Palaeanthropus* (Pléistocène moyen)	P. neanderthalensis	P. rhodesiensis	P. samarkandensis	P. soloensis
Stade Anthropien *Pithecanthropus* (Pléistocène inférieur)	Maueranthropus heidelbergensis	Africanthropus njarassensis	Sinanthropus pekinensis Gigantanthropus	Pithecanthropus erectus Pithecanthropus robustus Meganthropus

1. *Le stade Anthropien.* — C'est le stade de *l'Homme-Singe.* Il est représenté par le g. *Pithecanthropus*, Hominidé fossile du Pléistocène inférieur.

Il ne s'agit pas d'un *genre* au sens zoologique du terme ; en fait il s'agit d'êtres de l'humanité la plus primitive, qui ne méritent pas encore le nom *d'Hominiens* ni *d'Hommes* (*sensu stricto*).

a) *Les pièces fossiles.* — Nous n'avons pas en vue, ici, de faire l'historique des différentes trouvailles, historique connu de tout le monde. Bien souvent, que ce soit sur le terrain ou dans une pharmacie chinoise parmi les « os du dragon » à action mystérieuse, la première découverte fut une *dent de type* chimpanzoïde ou humanoïde. Au début du XIX^e^ siècle c'était CUVIER, le père de la Paléontologie, imbu du principe des corrélations, qui, à partir d'une dent, se permettait de préjuger du reste, et étonnait ses contemporains par la sûreté de ses diagnostics. Récemment c'est l'Américain D. BLACK, qui dirigeait les fouilles de *Chou-Kou-Tien*, et actuellement son élève et successeur F. WEIDENREICH, qui renouvellent les exploits de l'éminent paléontologiste français.

Comment pourrons-nous affirmer, en présence d'un être fossile donné, que nous avons affaire à un type humain ?

C'est qu'avec les Hominidés apparaît une particularité absolument nouvelle qui permet de les définir, *la fabrication et l'usage de l'instrument artificiel.*

Jusqu'ici, dans les couches contenant les restes de Pithécanthropes, il n'a été trouvé aucun outil, aucun foyer cinéritique impliquant l'usage du feu. Or, dans la station de *Chou-Kou-Tien*, près de *Pékin*, découverte par ANDERSON en 1921, existent des fosses pleines de détritus, d'os calcinés, restes de repas de cannibales. On y trouve des objets en os préparés avec les débris alimentaires — coupes de crânes d'Antilopes — des instruments lithiques — racloirs, grattoirs simples — qui ne sont pas tous des éolithes, mais dont certains représentent un outil intentionnel.

Ces traces incontestables d'une activité humaine qui, à *Chou-Kou-Tien*, sont associées aux ossements du *Sinanthrope*, il semble qu'on les ait retrouvées dans les dépôts quaternaires du Sud de la Chine, dans les terres jaunes des grottes du *Yunnan* et du *Kouang-Si*, dans les régions même que semble avoir habitées *Gigantanthropus.* Tout le problème est de savoir si le Sinanthrope ou le Gigantanthrope en ont été véritablement les auteurs, ou s'ils ont été la proie des auteurs de ces instruments. On voit l'importance de la solution apportée à ce problème. D'après elle, on fait du Sinanthrope comme du Gigantanthrope soit un Homme, soit un Singe.

Si la majorité des paléontologistes font du Sinanthrope un Homme, quelques savants, et en particulier le regretté anthropologiste français Marcellin BOULE, impressionnés par les caractères pithécoïdes du Sinanthrope, pensent que l'auteur de cette

industrie lithique et du feu, était non pas le Sinanthrope, mais un Homme véritable qui en faisait sa proie. Il n'y a rien d'étonnant à ce qu'un tel Homme n'ait pas laissé de traces dans le gisement de *Chou-Kou-Tien*, car, ainsi que le soulignait l'éminent anthropologiste français, on peut établir un parallèle entre ce qui a dû se passer en Chine et ce qui s'est passé « en Europe occidentale, où grottes et cavernes à fort remplissage sont si nombreuses et si riches en produits de l'industrie humaine paléolithique, la proportion des gisements ayant fourni les crânes ou les squelettes des fabricants de cette industrie, est infime ».

Doit-on, malgré l'attrait du schème simplificateur, passer outre l'opinion si nuancée, si mesurée, si proprement française et si autorisée de Marcellin Boule, et voir dans le Sinanthrope et les Pithécanthropes des Hommes véritables?

b) *Caractéristiques de l'étape anthropienne.* — Elles vont nous permettre de faire la diagnose d'un crâne du stade anthropien.

Le crâne est surbaissé et caractérisé par l'absence de front; la calotte crânienne est comprimée verticalement et la région occipitale est allongée « en chignon ». La capacité crânienne est faible : 900 à 1000 cc. Les arcades sourcilières sont énormes et saillantes en torus supra-orbitaire. Il y a un prognathisme très accentué de tout le massif facial; la mandibule est lourde, massive, dépourvue de menton et fuyante en arrière dans sa partie antérieure. Les dents ont beaucoup de caractères simiens : la canine est plus forte que chez l'Homme actuel et dépasse le niveau des autres dents; elle présente un sillon vertical antérieur et postérieur (Remane). Les molaires grossissent d'avant en arrière — il y a un V molaire à ouverture distale — comme chez les Anthropomorphes, et la dent de sagesse atteint même parfois une longueur mésio-distale de 0,0145. Mais, comme parmi d'autres la *mandibule de Mauer* nous le révèle, ces caractères dentaires n'ont rien d'absolu : il y a des Singes à dents humanoïdes (les Australopithèques et certains cas isolés chez les Anthropomorphes actuels) et des Hommes à dents pithécoïdes. Il faut savoir aussi que dans une même forme, les caractères n'évoluent pas tous à la même vitesse, et il semble que la denture ait évolué plus rapidement que le crâne.

Le trou occipital n'a pas une position centrale à la face inférieure du crâne, mais il est légèrement postérieur, et la tête devait être inclinée en avant. La taille est petite : 1 m. 50 en moyenne; la station est bipède, mais le corps devait être incliné en avant; le fémur est incurvé, à concavité postérieure.

Mais les découvertes et les révélations de ces dernières années vont nous conduire à modifier ce schéma par trop simple des caractères.

Pithecanthropus robustus (von Koenigswald, Java - 1939), *Meganthropus* (von Koenigswald, Java - 1941) et *Gigantanthropus* (von Koenigswald, Chine du Sud - 1934-39) représentent trois formes à caractères plus primitifs que le Sinanthrope de Chou-Kou-Tien et le Pithécanthrope de Trinil.

Ces trois types de découverte récente se caractérisent essentiellement par une tendance au *gigantisme* qui va s'accroissant du Pithécanthrope robuste au Méganthrope et de celui-ci au Gigantanthrope.

De plus, on remarque chez *Pithecanthropus robustus* la présence sur la voûte du crâne d'une sorte de bourrelet longitudinal formant carène tout du long de la ligne médiane. Ce bourrelet rappelle, dans une certaine mesure la crête que l'on rencontre à cet endroit sur les crânes des Singes anthropoïdes. C'est une disposition très primitive et essentiellement simienne. A peine ébauchée sur les autres Pithécanthropes et sur les Sinanthropes, elle atteint ici un degré manifeste. La mâchoire supérieure étonne par ses très grandes dimensions, supérieures à celles des Hommes actuels, bien que le crâne soit beaucoup moins volumineux que celui de l'Homme moderne. Sa partie antérieure, au-dessous du nez, est fortement prognathe, oblique en avant et non verticale comme chez l'Homme actuel : c'est une proéminence en museau à profil concave en haut, qui rappelle celui de certains Singes. Chez tous les Hommes, actuels et fossiles et même chez le Sinanthrope, le bord libre des dents est au même niveau, ou presque ; mais chez les grands Singes en particulier, les canines font une saillie forte et dépassent le plan des autres dents. Or, c'est cette disposition que l'on retrouve à la mâchoire supérieure de *Pithecanthropus robustus*, avec un dépassement canin faible mais apparent. Il s'y ajoute un caractère important : la présence, en avant de cette canine d'un diastème qui permet à la canine inférieure de se loger, dans l'occlusion, entre la canine et l'incisive correspondante supérieures. L'Homme et le Sinanthrope ne présentent pas de diastème qui n'aurait aucune raison d'être chez eux. Comme chez le Pithécanthrope robuste les dimensions de ce diastème (plus de 0,005) sont comparables à celles des Singes anthropoïdes, il est permis de penser que les canines inférieures devaient être particulièrement volumineuses.

Ce caractère est très important, unique dans la famille des *Hominidæ;* il montre que la mâchoire du nouveau fossile était beaucoup plus simienne que toutes celles déjà connues.

La mâchoire inférieure de *Meganthropus* a une taille qui dépasse de beaucoup non seulement celle des mâchoires de tous les Hommes actuels et fossiles connus, mais encore celle des mâchoires de la grande majorité des Anthropoïdes, à l'exception de quelques gros Gorilles mâles. Les dents dépassent largement celles du Sinanthrope. (Fig. 72.) On retrouve l'absence de menton et la forme fuyante en arrière de la partie antérieure de la mandibule.

Sur *Gigantanthropus*, Weidenreich pratiqua des mensurations qui mettent nettement en relief la taille considérable de cet être. Le volume de ses dents est près de six fois supérieur à celui des dents de l'Homme et près du double de celui des dents du Gorille, le plus grand des Anthropoïdes actuels. Il dépasse de beaucoup le volume des dents du Sinanthrope et du Pithécanthrope. En ce qui concerne le Méganthrope, les dents du bas que seules on

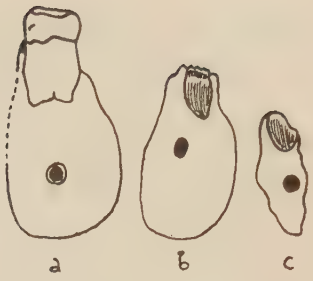


Fig. 72 – Coupes transversales faites au même niveau à travers les mâchoires inférieures du Méganthrope (a), d'un indigène de Mélanésie (les Mélanésiens ont les maxillaires les plus volumineux de tous les Hommes actuels) (b), et d'un Européen actuel (c) – Grandeur naturelle.

(1)

possède, le situent entre le Pithécanthrope et le Gorille. (Fig. 73.)

Fig. 73 – Dents molaires de Gigantopithèque (1), Gorille (2), Sinanthrope (3), et Homme actuel (4), vues par leur face triturante et par côté. grandeur naturelle. – Une des racines de la dent du Gigantopithèque était cassée.

(1)

Bien que le développement des dents ne soit pas nécessairement parallèle à celui du corps, WEIDENREICH s'est autorisé, en partant du volume des dents, à préjuger des dimensions générales de ces êtres : c'est ainsi que le Méganthrope aurait atteint la taille

(1) Des nécessités typographiques ont amené le photograveur à réduire les dimensions des dessins que je lui avais confiés. Seules, ici, sont conservées les proportions entre les différents éléments représentés.

d'un fort Gorille, animal qui peut peser jusqu'à 250 kilo, et le Gigantanthrope devait dépasser de beaucoup celui-ci.

c) *Vue d'ensemble sur les Anthropiens.* — De par l'anatomie, un rien nous sépare d'un Chimpanzé ou d'un Gorille. Ce qui permet de placer les Préhominiens dans la même strate évolutive, c'est qu'ils tirent leur similitude du fait qu'ils ressemblent tous à un Singe. Nous sommes à l'origine au stade de l'Homme-Singe. Mais les Préhominiens de la base du Quaternaire, loin de présenter un type homogène, comprenaient un certain nombre de formes nettement distinctes : il y a une *multiplicité* de représentants du type Anthropien, et cette multiplicité nous la retrouverons aux strates ultérieures.

C'est ainsi que quatre formes au moins, très nettement distinctes, ont vécu dans la seule zone qui va de Pékin à Java. Cette multiplicité s'observe déjà chez les grands Singes anthropoïdes du Miocène et du Pliocène. En Europe, en Asie et en Afrique, on assiste chez eux à une extraordinaire floraison d'espèces nouvelles qui forment un buisson dont certaines branches évoluent vers les types *Gorilla* et *Pan*, d'autres vers les types *Hylobates* et *Simia*, d'autres vers l'*Homme*. La majorité de ces branches n'a pas dépassé le Tertiaire. Trois se sont poursuivies jusqu'aux Anthropoïdes actuels. De celles qui tendaient vers l'Humanité, la plupart se sont éteintes; certaines, comme les Australopithèques d'Afrique du Sud, Primates d'aspect Chimpanzoïde, à denture humanoïde, qui avaient peut-être une attitude bipède, devaient être sur le point de franchir le seuil qui sépare le Singe de l'Homme, passage que s'appelle *l'Hominisation.*

Quelque part sur notre planète, que les documents localisent dans le Sud-Est de l'Asie, une de ces branches a continué sa marche en avant et a donné l'Homme. Fait capital dans le monde biologique, *l'Hominisation* est le résultat d'une gestation longue et persévérante qui a nécessité toute l'édification du règne animal pour pouvoir se réaliser.

Mais cette même branche a poussé de nombreux rameaux dont la plupart n'ont pas abouti. C'est parmi ces derniers, éteints sans descendance, qu'il nous est permis de penser que l'on peut ranger les formes géantes de Préhominiens découvertes par VON KŒNIGSWALD, formes que la Paléontologie générale nous a appris à considérer comme des types spécialisés de fin de série.

La géologie n'a pas daté stratigraphiquement de façon sensiblement différente les divers types de Préhominiens, et *Pithecanthropus erectus*, *Sinanthropus*, *Pithecanthropus robustus*, *Meganthropus et Gigantanthropus* paraissent sensiblement contemporains. Aussi, nous paraît-il difficile de suivre WEIDENREICH lorsqu'il pense que les trois dernières formes sont, de par leurs caractères primitifs, à la base des formes déjà connues, et conclut que le Gigantanthrope est l'ancêtre du Sinanthrope, qu'il est aussi l'ancêtre du Méganthrope qui, à son tour aurait donné le

Pithécanthrope robuste et, par l'intermédiaire de ce dernier, le Pithécanthrope de Trinil.

D'abord une forme à caractères plus primitifs n'est pas obligatoirement une forme ancestrale. La Zoologie, dans les groupes animaux, et la Botanique, dans les groupes végétaux, nous apprennent que des formes à caractères très archaïques peuvent coexister avec des formes à caractères très évolués, et cela à l'intérieur d'une même espèce.

Ensuite pour un paléontologiste, il sera particulièrement difficile d'admettre que *l'Homme* dérive de *formes géantes*, car il a accoutumé à placer ces formes en fin de série et non en tête.

Regardons autour de nous, ne voyons-nous pas des races très primitives comme les Autraliens et les Ainos, coexister avec des races très évoluées comme les Européens et les Mongols?

Le Gigantanthrope, le Méganthrope et le Pithécanthrope robuste ne semblent pas être nos ancêtres; ce sont plutôt des cousins géants, mauvais géniteurs et voués à la mort parce que trop grands. « Comme la plupart des Anthropoïdes fossiles jusqu'ici découverts, comme la grande majorité des Hommes de Néanderthal, ce sont les cadavres restés sur la route le long de laquelle, lentement et péniblement, s'est différenciée l'Humanité » (H. V. Vallois).

2. *Le stade protohominien.* — On reconnaît l'existence d'un prodrome de l'étape hominienne, prodrome qui a des raisons de chronologie géologique et que l'on place dans l'interglaciaire Mindel-Riss. Il faut savoir que les phases glaciaires n'excluent pas la présence de l'Homme, car le globe n'était pas entièrement couvert de glaces et inhabitable.

Weinert retient pour ce stade de l'Humanité, la région du Danube et du Neckar. Il aurait pour fossile caractéristique le *crâne de Steinheim.* D'âge probablement acheuléen, il présente une juxtaposition curieuse de caractères anthropiens, hominiens et modernes dont le faible prognathisme facial, la région occipitale arrondie, la présence de fosses canines. C'est un progrès sur l'Anthropien vers l'Homme.

3. *Le stade Hominien.* — C'est le stade du Néanderthalien, Hominien fossile du g. *Palæanthropus*, appartenant au Pléistocène moyen qui correspond culturellement au Moustérien : c'est le niveau du silex en « coups de poing » et du début de la pierre taillée.

Nous sommes à l'époque chaude du dernier interglaciaire Riss-Wurm.

a) *Les pièces fossiles.* — A l'heure actuelle on connaît une centaine de squelettes. Ce type s'est très largement répandu en Europe, en Asie et en Afrique. Seul, dans l'ancien Monde l'extrême Nord est écarté parce qu'il a été gelé en permanence.

L'Australie, pas plus que l'Amérique, n'étaient encore découvertes par les Hominidés.

La calotte du fossile de Dusseldorf (1856) demeure le modèle d'une voûte hominienne : c'est *Homo primigenius* de Schwalbe. Mais l'Hominien le plus pur qu'on possède est le sujet de *La Chapelle-aux-Saints*, magistralement étudié par Marcellin Boule.

Palæanthropus neanderthalensis par rapport à *Homo sapiens* ne représente pas une race, mais une strate évolutive différente qui le précède.

b) *Caractéristiques de l'étape hominienne.* — Les caractères du g. *Palæanthropus* sont les mêmes que ceux de *Pithecanthropus*, mais atténués.

Le crâne est surbaissé, le front fuyant, les arcades sourcilières proéminentes, mais ces caractères sont moins prononcés que chez le Pithécanthrope.

Il y a une dolichocéphalie moins accentuée que dans le stade précédent. Les apophyses mastoïdes sont réduites. La capacité crânienne varie de 1400 à 1500 cc., ce qui est notablement plus considérable que la capacité crânienne du Pithécanthrope (900-1000 cc.) Le nez est court et large; il y a un prognathisme supérieur. La face est d'une plus grande variabilité que la partie crânienne; la courbe médiane de la voûte présente un tracé si uniforme qu'elle peut être désignée comme spécifiquement néanderthaloïde. En jetant un regard d'ensemble sur l'évolution du crâne du Pithécanthrope jusqu'à l'Homme actuel, on remarque que *le crâne évolue beaucoup plus rapidement en longueur qu'en hauteur.* C'est ainsi que chez le Pithécanthrope, la hauteur ne dépasse guère la moitié de la longueur (indice de 50 % en moyenne); puis la proportion se déplace lentement, de telle façon qu'un indice de 75 % est faible dans l'humanité moderne et que celui de 90 % peut être atteint; le Néanderthalien occupe une position intermédiaire avec un indice de 60 % en moyenne.

La denture, implantée dans une grande arcade, de forme soit primitive en U, soit plus récente en parabole, comporte de grandes dents, solides et saines qui, dans l'ensemble, sont tout à fait humaines, ne révélant quelques particularités primitives que dans les denticules (ou cuspides) des molaires. Les canines sont de grandeur humaine.

De même que la boîte crânienne, la mandibule est caractéristique, car elle doit s'adapter à la longueur de la face et à la grandeur de l'arcade dentaire. Il en résulte une pièce lourde et massive, avec absence de menton, mais la partie antérieure n'est pas fuyante en arrière comme chez le Pithécanthrope, elle est ici droite. Il y a de fortes variations dans la forme des branches montantes. En général basses, larges et formant presque un angle droit avec le corps de la mandibule, elles présentent aussi toutes les autres formes humaines, avec des branches hautes et étroites, séparées par une incision profonde entre l'apophyse coronoïde et le condyle articulaire. Certaines pièces ne permettraient pas le diagnostic de « Néanderthalien » si la région mentonnière faisait défaut.

A la base du crâne, le trou occipital est encore situé légèrement en arrière, ce qui entraîne une légère inclinaison de la tête en avant; inclinaison antérieure que l'on retrouve au niveau de la colonne vertébrale et qui, avec la forme arquée des fémurs à concavité postérieure, témoignent de l'attitude caractéristique des premiers Hominidés dont la taille ne dépassait guère 1 m. 55 en moyenne.

Tout ce qui appartient à l'appareil locomoteur montre, chez le Néanderthalien, une conformation humaine nette et ne rappelle qu'à un faible degré les Anthropoïdes. C'est pourquoi il est permis d'admettre que *le développement de ces parties du corps vers la forme « humaine » s'est accompli de façon relativement rapide, tandis que la tête et le crâne étaient plus aptes à conserver le souvenir de formes anciennes.*

c) *Vue d'ensemble sur les Hominiens.* — Les Hominiens, comme les Préhominiens, ne présentent pas un type homogène. Il y a eu une multiplicité de représentants du genre *Palæanthropus.* En divers points de l'Ancien Monde, on assiste à un essor d'espèces nouvelles en buisson dont l'immense majorité des branches se dessècheront sans fructifier. Une de ces branches, en Palestine, a évolué vers le type *Humain.* Les trouvailles de miss Garrod et Mc Cown, faites dans l'Acheuléo-Moustérien de Palestine, au Mont Carmel, dans la grotte de Magharet-es-Skhüll, en 1931-32, offrent un mélange de caractères d'Hominien et d'Homme actuel.

Le squelette le mieux conservé a une stature de 1 m. 79. La tête, volumineuse, atteint une capacité de 1518 cc. Contrairement aux Néanderthaliens, la voûte crânienne est élevée, les orbites sont basses et l'apophyse mastoïde bien développée. La mandibule est pourvue d'un menton et l'occipital a une forme arrondie. Et cependant, le même Homme a des arcades sourcilières proéminentes et une voûte palatine particulièrement large. Les squelettes recueillis en 1934 et 1936 par R. Neuville, près de Nazareth, offrent sensiblement les mêmes caractères morphologiques que ceux du Mont Carmel. Un crâne a pu être entièrement reconstitué. Sa capacité est d'environ 1560 cc.; les arcades sourcilières sont encore en visière, comme chez l'Hominien, mais la voûte est élevée et la région occipitale semblable à celle de l'Homme actuel. Si la face présente quelques caractères néanderthaliens, dont le prognathisme et l'élargissement de la base du nez, les orbites sont basses comme chez l'Homme de Cro-Magnon.

C'est, au stade Hominien, la réédition de ce qui se passait dans la fosse de Chou-Kou-Tien, au stade Préhominien. Les Acheuléo-Moustériens de Palestine nous mettent donc en présence d'un groupe morphologiquement intermédiaire entre *Palæanthropus neanderthalensis* et *Homo sapiens.* L'existence de chaînons aussi rapprochés entre ces deux types d'Hominidés ne permet plus de douter de la réalité d'une chaîne généalogique.

4. *Le stade humain.* — Si l'on a pu établir des transitions, pour certains caractères, entre l'Hominien et l'Homme de la période glaciaire, cela n'implique pas que l'on possède des groupes entiers de Postnéanderthaliens et l'on ne peut pas parler d'étape postnéanderthalienne proprement dite. Tout ce que l'on a trouvé jusqu'ici permet cette seule constatation : on a affaire à l'Homme, *Homo sapiens.*

Le développement ne s'est pas produit de façon uniforme sur toute la Terre : cet *anachronisme* de l'évolution est un fait manifeste; certains groupes sont restés retardataires, tandis que d'autres ont continué à progresser et il est également évident que des cultures supérieures se sont heurtées à d'autres plus primitives et en ont provoqué la ruine. Il en est ainsi aujourd'hui et rien ne nous permet de penser qu'il en ait été différemment à la fin du Moustérien.

Les caractères postnéanderthaloïdes consistent en une forte accentuation de la région glabellaire et, en Europe centrale, on a pensé que les crânes de la station de *Predmost,* en Moravie, pourraient servir d'exemple de stade de passage.

Le *stade humain* est représenté par la forme idéale *Neanthropus,* appartenant au Pléistocène supérieur qui correspond au Paléolithique récent du point de vue archéologique : c'est l'âge de la pierre taillée puis de l'os sculpté et gravé.

Nous sommes à la seconde moitié de la glaciation wurmienne. Les Hommes de l'Aurignacien, du Solutréen et du Magdalénien répondent au type *Homo sapiens fossilis* ou *H. s. diluvialis* (Weinert). Le type caractéristique qui réapparaît chez tous les Hommes de la seconde partie de la glaciation wurmienne, se manifeste dans la forme crânienne de *Cro-Magnon* (Dordogne). Il est possible de parler d'une étape ou d'un niveau cromagnien, comme l'on a parlé d'une étape ou d'un niveau néanderthalien.

Tous les Hommes appartiennent à la même espèce : *Homo sapiens.* La fécondité du métissage et la fécondité indéfinie des métis sont contraires à une division en espèces. Mais au Paléolithique récent on est autorisé à parler d'une *subdivision raciale* sans que les relations entre les races et le cadre géographique correspondent nécessairement à l'état de fait actuel. Bien qu'il faille considérer les *Mongoloïdes* comme une forme « froide » et les *Négroïdes* comme une forme « chaude », le lieu d'origine de ces races ne se cantonne pas nécessairement sur le continent qui est leur patrie actuelle.

L'humanisation, c'est-à-dire l'évolution de l'Hominien vers l'Humain, a vu son premier essor en Palestine et s'est achevée en Europe occidentale où *Sapiens* a supplanté le Néanderthalien voué à l'extinction. Il n'est pas douteux qu'*Homo sapiens fossilis* d'Europe ne soit l'ancêtre de l'Européen moderne.

Pièces fossiles et caractéristiques. — Il y a deux types fossiles représentatifs *d'Homo sapiens fossilis :* le crâne de *Cro-Magnon* de *niveau magdalénien,* grand, lourd, à orbites très basses, à angles droits, très larges et dirigées obliquement en bas et en

dehors, avec une ouverture nasale étroite, et le fossile de *Combe-Capelle* de *niveau aurignacien*, délicat, à tête allongée. Sans tenir compte du niveau aurignacien plus ancien que le niveau magdalénien, on a voulu voir dans le Combe-Capelle un type plus primitif que le Cro-Magnon en considérant principalement le fait que le dernier est pourvu d'un *menton saillant*, signe majeur d'évolution, alors que le premier possède un *menton sans proéminence*. Mais il semble que l'on doive voir dons ce caractère un trait individuel de Combe-Capelle et non une caractéristique du niveau aurignacien.

Les deux types aurignacien et cromagnien se rencontrent constamment l'un à côté de l'autre, avec une prédominance cromagnienne nette, aussi le type cromagnien doit-il être considéré comme le meilleur représentant *d'Homo sapiens fossilis*.

Le sujet de *Chancelade* de stature courte et d'allure lourde comme un Néanderthalien présente des orbites beaucoup plus élevées que celles des Cromagniens. On en faisait un ascendant particulier du type nordique, un Eskimo primitif, tandis que le Cromagnien conduisait au type dalique.

H. V. Vallois a établi que Chancelade ne saurait être différencié des Cromagniens.

Curieux sont les squelettes de *Grimaldi;* ils sont de *type Négroïde* et nous placent devant trois alternatives : ce sont ou des variations qui se sont produites sans parenté avec des Nègres (Verneau), ou le résultat d'un métissage avec des Nègres, ou bien ils révèlent la première apparition de caractères nègres (ce qui paraît peu probable).

Si nous voulons établir une diagnose simple, nous pouvons résumer ainsi les principaux caractères de *Neanthropus :* le front s'élève, les arcades sourcilières s'estompent sauf dans les races primitives d'Australie; la région occipitale s'arrondit; on assiste à une tendance vers la brachycrânie (1), le cerveau tendant à une forme globuleuse; la capacité crânienne augmente et dépasse 1500 cc.; le prognathisme facial a disparu; un *menton* apparaît à la mandibule; la canine se réduit et se met au même niveau que les autres dents.

Le trou occipital est au milieu de la base du crâne et la station est verticale; la taille s'agrandit.

5. *Le Mésolithique.* — C'est l'époque *d'Homo sapiens recens* ou *Homo sapiens alluvialis* (Weinert), *l'Homme actuel.*

---

(1) La différenciation des crânes est basée sur l'*indice céphalique* qui est le rapport en % de la largeur à la longueur du crâne :

crâne étroit dit long	: *dolichocrânie;*	indice 70-74;
crâne moyen	: *mésaticrânie ;*	» 75-79;
crâne large dit court	: *brachycrânie ;*	» 80-84.

La tête vivante est, proportionnellement, un peu plus large que le crâne, et les chiffres des trois classes doivent être majorés d'une unité. Ainsi, sur le vivant, la *dolichocéphalie* a un indice qui varie de 71 à 75, etc...

Nous sommes au début de l'Holocène, début marqué par une époque de transition, le Postglaciaire, où les effets de la glaciation se font encore sentir. Ce passage remonte à dix mille ou quinze mille ans environ ; or le Pléistocène est estimé à plus d'un demi-million d'années, ce qui est encore peu de chose par rapport au Tertiaire dont la longue durée fut nécessaire au développement des Mammifères supérieurs et des Primates. On voit combien est relativement court le temps dont l'Humanité a disposé pour la subdivision en races et pour la vie de l'Homme proprement dit, *Homo sapiens recens.*

Culturellement, c'est le *polissage de la pierre* qui apparaîtra à la fin du Mésolithique ; on trouve des *haches* dans le Mésolithique du Nord ; c'est la conquête du *Chien* comme animal domestique ; on note les débuts de la céramique et du tissage.

La caractéristique anthropologique du nouveau type est la très grande marge de variation qu'il présente, dès le Mésolithique, et le fait anthropologique important pour l'Europe est l'apparition des premières têtes larges ou race « *alpine* », parce qu'elles ont été trouvées sur le versant septentrional des Alpes. Le type humain à tête large va s'étendre entre les races dolichocéphales du Nord (races nordique et dalique) et du Sud (race méditerranéenne). Le *type alpin* ne s'oppose pas nettement au *type cromagnien généralisé*, car toutes les transitions existent entre les deux types et rien ne prouve l'arrivée du type alpin de l'Est, de l'Asie.

Dans la sépulture d'*Ofnet*, station d'un Mésolithique précoce, on rencontre parmi les trente-trois crânes trouvés, des dolichocéphales, des mésaticéphales et des brachycéphales — les indices céphaliques variant de 70 jusqu'à plus de 90 —. La grotte d'Ofnet révèle les Hommes de l'époque tels qu'ils étaient et témoigne nettement de la marge de variation de leurs crânes.

La désignation de « race alpine » est historiquement justifiée par le fait qu'on peut constater sa présence dans la région alpine et préalpine jusqu'au centre de la France et en Bretagne. D'autre part, le Mésolithique du Nord révèle des crânes à caractères cromagniformes nets associés à des brachycéphales. C'est ainsi que les crânes de Furfooz, en Belgique, le crâne de Grenelle (Paris), de La Truchère, présentent une réunion de caractères cromagnoïdes et alpins.

On arrive à la conclusion que la caractéristique de l'humanité, dès l'aurore de l'époque récente, est une *grande marge de variation*, ou, précisément, l'*absence d'une caractéristique déterminée.* Le crâne, aussi bien que le squelette, fournissent des combinaisons variées de caractères : c'est ainsi que la réunion sur un même individu d'un gros crâne cromagniforme et d'une petite stature, se rencontre un peu partout.

En Afrique du Nord, le type de base est le type cromagnoïde, conservé encore assez pur chez les Berbères. Le diagnostic de *négroïdisme* dans le Mésolithique nord-africain, est difficile à poser, car un caractère nègre très prononcé, tel que l'aplatissement

de la racine du nez et le passage insensible au front, sans épaississement glabellaire, est tout à fait exceptionnel. Ce que l'on trouve, c'est une racine du nez enfoncée, un nez élancé et le front cromagniforme. Le prognathisme, caractère négroïde du maxillaire, n'est pas limité aux Nègres; le crâne du vieillard de Cro-Magnon présente lui-même une certaine obliquité du maxillaire, telle que bien des Nègres ne l'ont pas plus accentuée. Et si l'on est amené à admettre un élément nègre réel, on n'en est guère plus avancé, car l'existence du Nègre, à cette époque, n'est plus douteuse pour l'Afrique anthropologique.

C'est ainsi que le squelette d'*Asselar*, trouvé en 1927 dans le Sahara et que l'on peut situer indifféremment dans le Paléolithique supérieur ou dans le Néolithique, peut être considéré comme un Cromagnoïde ou comme un Négroïde; or, le Sahara comme lieu de la découverte, oblige à considérer les ressemblances avec le type négroïde comme un véritable apparentement. M. Boule et H. V. Vallois établissent des rapports avec des races de l'Afrique du Sud, en particulier les *Hottentots* et les *Boschimans*. Ainsi, d'après ces deux savants, les populations actuellement sud-africaines, auraient eu jadis des représentants au nord de la grande forêt tropicale. Weinert pense qu'*Asselar* doit être relié aux crânes de la même époque de l'Asie occidentale.

La station de *Beni-Segoual*, sur le golfe de Bougie, a fourni un butin très important; la monographie qu'Arambourg - Boule - Vallois - Verneau lui ont consacrée, a plutôt généralisé, pour cette station, le nom d'*Afalou*. L'impression générale qui se dégage des quelque cinquante crânes retirés est de nouveau l'évocation du type de Cro-Magnon, avec des caractères négroïdes parsemés dans la série.

En Palestine, il s'agit en particulier des fouilles opérées par Miss D. Garrod à *Choukbah* et au *Mont Carmel*, ainsi que de celles de R. Neuville à *Erq-el-Ahmar* près *Bethléem*. La question d'un métissage nègre peut se poser : c'est un Nègre qui, comme celui de l'Afrique orientale d'aujourd'hui, n'est pas le Nègre pur mais a subi des influences kamitiques. H. V. Vallois, qui a décrit le crâne d'Erq-el-Ahmar, ajoute que les pièces de la même époque mésolithique, qui ressemblent le plus à ces crânes de Palestine, sont les dolichocéphales de *Mugem* en *Portugal*. — On peut en conclure que les traits les plus marquants chez les uns et les autres sont les traits méditerranéens cromagnoïdes.

On ne trouve pas de vrais Nègres dans l'Europe anthropologique. Par contre, des caractères négroïdes atténués se constatent partout et en permanence depuis l'époque des *Grimaldiens*.

Des caractères qui sont généraux et typiques pour la race nègre, se rencontrent aussi, sporadiquement dans d'autres races et donnent l'impression d'un type négriforme. Le principal de ces caractères est le *prognathisme du maxillaire*.

Quand des caractères de cet ordre se trouvent dans les domaines voisins de l'aire nègre — en Afrique du Nord et en Asie occidentale — il est vraisemblable d'admettre la possibilité qu'ils soient

dus à un *métissage* et partant, que ce soient de *véritables caractères nègres.*

— *En Afrique orientale et méridionale :*

Le *Nègre* doit être considéré comme la forme raciale de l'Afrique proprement dite. Il n'y a pas de document probant de cette hypothèse.

Aucun des Hommes africains du Pléistocène ou de la fin du Pléistocène n'est un vrai Nègre. Presque tous possèdent *une forte glabelle* et *une racine du nez enfoncée* — caractères de la ligne moyenne d'évolution — contrairement au Nègre actuel. C'est pourquoi le type cromagnoïde d'Europe doit, de nouveau, servir de terme de comparaison.

Ce n'est qu'au Néolithique qu'on se trouvera en présence de vrais Nègres. Quand la mutation qui a produit le crâne nègre actuel, s'est-elle produite ? Les documents indiquent que la transformation ne peut pas s'être accomplie à un âge antérieur au *Paléolithique récent;* le Nègre n'existait pas encore au Moustérien tardif.

Leakey trouva dans l'Est-Africain britannique le crâne d'*Elmenteita* que l'on attribue au Mésolithique ; il est plus du type « Nègre » que du type « Cromagnien ». Les pièces découvertes par Kohl-Larsen dans la fosse d'effondrement de l'Est-Africain suscitent une conclusion similaire : *ce qui est dûment néolithique est nettement nègre.*

Les restes humains de l'Afrique australe rappellent par contre étonnamment le type de Cro-Magnon. C'est ainsi que le crâne de *Springbock-Flats* avec d'autres éléments, peut être considéré comme un témoin des *migrations kamitiques* dans le Sud de l'Afrique.

Le crâne de *Cape Flats* a pu servir de type pour ce stade de l'humanité en Afrique : *Homo capensis.*

Les crânes de *Boskop* et de *Fishhoek* ont été rapprochés des Boschimans du désert de Kalahari, mais ils auraient encore dû subir diverses transformations avant d'aboutir à la morphologie boschimane. Les crânes de *Wilton* montrent des affinités plus étroites avec les autres pièces de l'Afrique méridionale qu'avec les Cromagniens d'Europe, en offrant une tendance nette au négroïdisme : prognathisme, racine du nez nivelée, front vertical, profil anguleux du pariétal.

— *En Asie extrême-orientale :*

Au Mésolithique, l'Asie a des réactions analogues à celles de l'Afrique. Après les très anciennes trouvailles de *Chou-Kou-Tien,* une grosse lacune subsiste dans la documentation, jusqu'à ce qu'au passage du Paléolithique supérieur au Mésolithique, se présentent des fossiles que l'on peut dater exactement.

Parmi les races actuelles, les plus anciens habitants de l'Asie sont les *Aïnos.* Les anciens Aïnos venus d'Europe et passant par la Corée, ont peut-être été les premiers habitants du Japon.

Le Néolithique révèlera des mélanges de caractères aïnos et mongoliques jusqu'à ce que, finalement, le Japonais mongol l'emporte et que l'Aïno soit refoulé dans l'espace étroit qu'il occupe encore aujourd'hui : partie méridionale de Sakhaline, les trois îles méridionales de l'archipel des Kouriles, partie septentrionale de l'île *Yéso*.

Etant donné que l'Aïno mésolithique ne peut pas être considéré comme l'ancêtre du Mongol ou du Japonais, la formation de ce dernier doit être conçue en dehors de la lignée aïnienne.

— En *Insulinde*, il n'y avait pas de Mongoloïdes primitifs, et si l'on veut rechercher l'origine de l'élément méridional, inhérent au Chinois et au Japonais, on ne peut s'appuyer que sur des comparaisons avec les races actuelles.

— *L'Amérique :* Si l'on suit *la migration du Renne*, on aboutit, par le détroit de Bering, au continent américain. Il n'y a pas de preuve d'un peuplement de l'Amérique avant la fin du Paléolithique supérieur. La principale porte d'entrée de ce continent a certainement conduit, par le détroit de Bering, de la Sibérie nord-orientale en Alaska.

On a mis au jour, tant en Amérique du Nord qu'en Amérique du Sud, des pièces fossiles au sujet desquelles il n'y a pas à élever de doutes à partir du Mésolithique. On trouve comme restes humains, des éléments d'*Amérindiens*, c'est-à-dire d'Hommes à morphologie essentiellement mongoloïde.

— *L'Australie :* Au Mésolithique, l'Australie est habitée par l'Homme qui est non seulement le premier *Catarhinien*, non seulement le premier Primate, mais *le premier Mammifère placentaire* à l'occuper. L'Australie n'héberge pas de Mammifères supérieurs ; son arbre animal phylétique s'est clos avec les Marsupiaux. Puis l'*Homme* y fait tout à coup son apparition, accompagné du *Chien* qui, rendu à la vie sauvage, est devenu le *Dingo*. — L'Homme qui a été le premier colon de l'Australie ne laisse pas seulement reconnaître ses affinités avec les habitants du continent voisin, mais il permet de suivre son arbre génétique à travers ceux-ci jusqu'à l'Homme-Singe. On peut établir le contact au point où l'on avait quitté Java, au Paléolithique supérieur. Il a été possible de reconstituer une lignée évolutive continue allant du Pithécanthrope à l'Homme diluvial de Wadjak, par l'Hominien de Ngandong, lignée qui n'aura pas été sans subir l'influence d'autres vagues humaines, mais qui n'en justifie pas moins l'admission d'une descendance continue. Le développement de la lignée se continue en Australie où l'on trouve des témoignages fossiles probants : les crânes de *Cohuna*, de *Talgai* et de *Jervois* sont des indicateurs sûrs. Tous trois relèvent d'*Homo sapiens ;* ceux de Cohuna et de Talgai remontent à la fin du Pléistocène ; celui de Jervois donne une impression plus jeune. Le caractère qui permettait déjà de répartir les fossiles de Java sur une seule lignée est *le front non bombé ;* on le retrouve chez les fossiles d'Australie et il se poursuit jusque chez les Australiens d'aujourd'hui.

CONCLUSIONS

Une extraordinaire puissance d'expansion se manifeste chez les *Primates supérieurs* depuis la seconde moitié du Tertiaire et a finalement abouti à l'apparition de l'*Homme*. Il y a *continuité du vivant* et rien n'autorise à la rompre au niveau de l'humain. Un regard d'ensemble jeté rapidement sur la paléontologie montre que *l'Homme est venu à sa place et à son heure*. L'Homme est né d'une longue et persévérante gestation. Les conditions de son avènement n'ont pu être préparées que par la lente édification de tous les phylums du règne animal. Ce qui étonne, c'est que la formidable révolution qui a fait surgir l'Homme hors de l'animalité s'est entièrement déroulée pendant le Quaternaire qui ne représente pas même une minute dans l'immense durée des temps géologiques. L'Homme actuel, *Homo sapiens*, n'est apparu qu'à la fin du Quaternaire, il y a quelques milliers d'années seulement.

D'après les documents dont on dispose et en tenant compte de leur répartition géographique, on est amené à poser les conclusions suivantes :

1) Nous retrouvons dans les centres d'évolution, les *trois strates évolutives* qui représentent les stades capitaux de l'évolution des *Hominidés*. Ces stades *se sont relayés* aux trois époques du Quaternaire, des formes évoluées en plein essor relayant des formes primitives sur le déclin ;

2) Avec peu de documents, les stades paraissent isolés les uns des autres, mais avec des populations abondantes, ils paraissent en série continue, avec des termes de passage entre eux. Du *Pithécanthrope* à *l'Homme de Néanderthal* et *à l'Homme récent*, il y a eu une évolution rigoureusement orthogénétique avec apparition de caractères progressifs en même temps que subsistaient certaines dispositions primitives ;

3) Cette évolution se serait réalisée sous forme d'évolutions parallèles, mais distinctes, dans au moins quatre centres génétiques :

évolution de l'Europe et de l'Asie occidentale,
» de la Chine du Nord,
» de l'Insulinde,
» de l'Afrique orientale et australe.

Dans chaque centre, l'évolution humaine, plus ou moins indépendante, se serait effectuée sans aucun synchronisme vis-à-vis les trois autres, ce qui explique qu'à une époque donnée, on puisse trouver dans l'une des formes très primitives, dans l'autre des formes très évoluées.

Ces évolutions parallèles, plus ou moins indépendantes, hétérochroniques, ont abouti aux races humaines actuelles. Parmi

ces dernières, l'ancienne tradition considère trois grands groupes raciaux :

la race blanche, Europoïdes,
la race noire, Négroïdes,
la race jaune, Mongoloïdes.

C'est par suite de comparaisons morphologiques que l'on envisage les *Europoïdes* comme ligne moyenne d'évolution, les *Négroïdes* et les *Mongoloïdes* comme collatérales.

Si maintenant on veut introduire les *Australiens* en qualité de race spéciale dans ce tableau, on ne peut les attribuer, d'après leur morphologie, qu'à la ligne moyenne ; mais leur primitivité les place à la base de cette ligne, bien qu'ils comptent un nombre de générations égal au nôtre.

Chaque grande race ne forme pas un bloc uniforme. Ce qui est vrai de l'humanité avec ses races principales, l'est de chaque grande race avec ses sous-races.

L'AVENIR DE L'HOMME

Sans vouloir faire office de devin, une claire vision de ce qui est devant nous est pour chacun une nécessité inéluctable.

L'évolution des organismes animaux est-elle terminée, a-t-elle, avec l'Homme, définitivement épuisé toutes ses potentialités ?

On doit admettre que l'*évolution progressive* de tous les groupes animaux est terminée. La *crise évolutive* les a tous atteints, et celle-ci ne se reproduit jamais ; en conséquence on peut dire que l'évolution du règne animal est actuellement proche du point mort. Tout ce qui peut se produire, ce sont des variantes de détail dans des lignées séniles. Mais les lois de l'évolution impliquent que le seul être du règne animal qui puisse et doive aujourd'hui évoluer de façon progressive, est *l'Homme*. Constamment l'évolution s'est élevée de degré en degré pour arriver à l'Homme qui n'est pas un aboutissement, un terme final, mais un terme *de passage*.

L'Homme est l'unique dépositaire du mouvement évolutif, la seule force capable d'engendrer l'avenir. A cette suprême dignité s'adjoignent d'immenses responsabilités « parce qu'avec l'Homme, pour la première fois dans le monde, *l'évolution a pris conscience d'elle-même*. L'Homme devient l'arbitre de sa destinée dans l'instant où celle-ci tend à se confondre avec celle de l'évolution universelle » (A. Vandel).

Chapitre II : De la denture des Hominidés

ARTICLE Ier : *De la denture de l'Homme actuel :*

Ce sont, comme nous l'avons vu, les modifications du premier arc viscéral, conditionnées par le développement du système dentaire, qui ont donné naissance à la partie la plus importante de la face dans laquelle allaient s'inclure les capsules olfactives, optiques et otiques.

D'où, chez les *Mammifères*, l'organe masticateur fournit le substratum qui conditionne la morphologie de la face. Chez l'*Homme*, les dents concourent à fonder l'esthétique spécifique. Le système dentaire est, chez lui, hétérodonte. Les dents sont au nombre de 16 à chaque mâchoire, subdivisées en quatre dents préhensives (incisives), deux lacératrices (canines), dix masticatrices dont quatre prémolaires et six molaires. Elles se distribuent suivant une ligne parabolique chez les Brachycéphales, en formant des arcades dentaires elliptiques chez les Dolichocéphales.

Celles-ci séparent la cavité buccale en deux parties, le *vestibule* et la *cavité buccale proprement dite*, cavités virtuelles communiquant entre elles par les interstices interdentaires et par l'espace rétromolaire.

On divise les groupes de dents, comme nous l'avons vu, en :

jugales, comprenant les prémolaires et les molaires, en rapport avec les joues,

labiales, comprenant les incisives et les canines, en rapport avec les lèvres.

A l'examen des dents sur un crâne, nous constatons qu'elles décrivent une ellipse continue, sans diastème, contrairement à ce qui existe chez l'Anthropoïde, ni barre, contrairement à ce que l'on observe chez le Cheval, les Ruminants et les Rongeurs.

Cette *série continue* est un caractère primitif, comme nous l'avons déjà mentionné.

Les dents du maxillaire supérieur sont plus volumineuses que celles de la mandibule, ce volume n'étant pas progressif pour les dents du haut, alors que pour les dents du bas, la progression est graduelle de l'incisive centrale à la première molaire. — Les dents, chez l'Homme, ne se correspondent pas une par une, mais s'engrènent deux à deux, chaque dent d'un maxillaire

ayant deux antagonistes au maxillaire opposé, ce qui permet une trituration meilleure des aliments; l'incisive centrale inférieure et la troisième molaire supérieure font seules exception.

L'alvéole n'arrive pas jusqu'au collet de la dent, région où se rencontrent normalement les tissus protecteurs de l'ivoire, l'émail de la couronne et le cément de la racine; celle-ci reste à découvert sur une hauteur de un à deux millimètres environ, recouverte, chez le vivant, par la fibro-muqueuse gingivale.

Si l'on examine l'arcade dentaire inférieure par sa face linguale, on constate que les molaires ne sont pas dans le prolongement de la branche horizontale du maxillaire ni parallèles à son bord inférieur, elles sont situées en encorbellement, fait qui a une importance considérable en pathologie et qui explique que les fusées purulentes qui peuvent émaner des racines des dernières molaires, gagnent plus difficilement l'espace situé au-dessus de la gaine du mylo-hyoïdien (phlegmon de Gensoul) que l'espace situé en-dessous de cette même gaine (phlegmon sous-angulo-maxillaire).

Macroscopiquement, la dent se compose d'une partie extériorisée dans la bouche, la *couronne*, revêtue d'émail et d'une partie enfoncée dans les maxillaires, la *racine*, recouverte de tissu osseux, le cément; le point de jonction de ces deux parties est le *collet*.

L'extrémité de la racine est l'*apex;* la partie libre de la couronne est dite, comme nous l'avons déjà mentionné, « *bord incisif* » pour les dents antérieures, « *face triturante* » pour les dents jugales.

Les dents se développent selon une courbe affectant la forme d'une ellipse caractéristique de notre espèce et qui est l'aboutissement d'une longue évolution. En effet, chez les *Lémuriens* de l'Eocène supérieur, les arcades se présentent comme un V à sommet antérieur dirigé vers la région incisive, qui s'arrondit chez *Parapithecus* de l'Oligocène du Fayoum d'Egypte, pour dessiner chez les *Simiens* un type spécial à bords évasés que l'on retrouve encore chez le *Gorille* actuel.

L'*Homme d'Heidelberg* ayant perdu les bases osseuses énormes que conditionnaient les volumineuses canines des Anthropoïdes, son arcade s'arrondit légèrement, mouvement qui se précisa chez l'*Homme de Néanderthal* pour arriver, chez *Homo sapiens* à l'ellipse typique spécifique. Toutefois, si l'ellipse est la forme la plus répandue en Europe chez les dolichocéphales nordiques ou méditerranéens, la tendance parabolique se montre chez les mésocéphales, pour s'affirmer nettement en parabole chez les Alpins brachycéphales.

Les dents permanentes ne sont pas implantées perpendiculairement dans chaque maxillaire, elles affectent normalement une certaine inclinaison.

Au maxillaire supérieur, les prolongements de chaque axe se rencontreraient en un point situé sur le plan sagittal, à deux centimètres environ en arrière de la glabelle. De ce point pris pour centre, on peut décrire une circonférence qui passe par les

surfaces d'occlusion des dents : la *courbe de Spee*. On matérialise cette courbe en plaçant une plaque à plat sur les surfaces triturantes des dents jugales inférieures; elle ne porte qu'à ses deux extrémités sur la canine et la dent de sagesse; le point déclive correspond à la première molaire, ce qui permet de penser que lors de la mastication la première molaire inférieure est hyperfonctionnelle.

Wadsworth a établi que si l'on tire une ligne du condyle du maxillaire inférieur au bord mésial de la couronne de l'incisive centrale inférieure, on peut, avec cette longueur servant de base, construire un triangle isocèle à sommet supérieur et si, avec cette longueur comme rayon et le sommet du triangle pour centre, on décrit une circonférence, celle-ci trace exactement la courbe de Spee. Si du sommet du triangle ainsi construit, on abaisse la bissectrice, celle-ci passe par la face distale de la 3e molaire inférieure, séparant la base du triangle en deux parties, l'antérieure comprenant toutes les dents de l'hémi-mâchoire, la postérieure comprenant l'espace rétromolaire et la branche montante de la mandibule.

Les surfaces d'occlusion des molaires ne demeurent pas dans le même plan horizontal; celle de la seconde prémolaire supérieure étant à peu près horizontale, on constate une légère inclinaison linguale du plan de la surface triturante de la 1re molaire supérieure, mouvement progressivement accentué jusqu'à la 3e molaire qui est nettement basculée du côté vestibulaire, ce qui fait que sur un crâne en position anatomique, c'est-à-dire posé sur un plan horizontal, on peut apercevoir la face triturante de la dernère dent supérieure éversée du côté vestibulaire. Le mouvement est analogue mais inverse dans les molaires inférieures qui s'inclinent lingualement pour maintenir le contact avec les opposantes.

Lorsque les deux arcades, légèrement séparées chez le vivant à l'état statique, arrivent au contact, on dit qu'il y a *occlusion*. On constate alors que l'arcade supérieure décrivant une ellipse à plus grands axes, les dents qui la composent surplombent celles du maxillaire inférieur : l'Homme est *psalidodonte*, c'est-à-dire que, mécaniquement, ses dents antérieures travaillent comme des lames d'une paire de ciseaux, l'arcade supérieure agissant comme la lame mâle; ce mouvement est double sur les molaires comme nous le verrons.

Laissant de côté les dents labiales (ou *Front teeth*) nous ferons une étude sommaire des *dents jugales*.

Les dents jugales (ou *Cheek teeth*) : Les *dents jugales* dont la face vestibulaire est en rapport avec les joues, sont au nombre de vingt, dix à chaque mâchoire.

Elles sont extrêmement importantes, caractéristiques du Mammifère, au nombre de vingt-huit chez le Mammifère originel type, dont seize prémolaires et douze molaires; de ces deux sous-groupes, c'est le premier qui, dans l'évolution phylogénétique, a subi la réduction, les deux dents les plus mésiales ayant disparu.

Elles sont multicuspidées et, examinées montées en séries avec leurs racines, donnent parfaitement à l'œil l'impression de dents haploïdes fusionnées. Chez les Primates autres que l'Homme, les faces triturantes sont toutes sur le même plan et jouent presque parfaitement le rôle d'une double paire de ciseaux. Si l'on divise la couronne en deux parties par une ligne mésio-distale, la partie jugale des dents supérieures continue la fonction de cisaillement des dents labiales; comme dans celles-ci, les faces supérieures, presque rectilignes, tombent d'aplomb pendant l'occlusion sur les faces jugales des dents inférieures légèrement convexes et coupent, en glissant, mais le mouvement devient inverse pour les parties linguales. En effet, du côté lingual, ce sont les dents inférieures qui débordent les couronnes supérieures et présentent des tubercules presque rectilignes qui viennent glisser sur la convexité des faces linguales (ou mieux palatines) supérieures, formant ainsi la branche mâle d'une seconde paire de ciseaux. Ainsi, du côté jugal, la branche mâle est supérieure, la branche femelle est inférieure; du côté lingual, la branche mâle est inférieure, la femelle supérieure.

Chez l'Homme devenu polyphage au cours des millénaires, le mécanisme s'est encore compliqué bien davantage. Non seulement les faces triturantes ne demeurent pas sur un plan horizontal, s'inscrivent sur une portion de sphère, mais encore affectent un mouvement de torsion glosso-jugal. L'appareil masticateur qui, chez les Primates en général et chez les Anthropoïdes en particulier, travaille comme une double paire de ciseaux, devient, chez l'Homme, comme un double hachoir, même une double faucille à maximum d'effet au niveau des premières molaires qui, de ce fait, ont conservé leurs caractères morphologiques ataviques à cinq cuspides, alors que les deux autres molaires se sont atrophiées par non-usage avec tendance manifeste à la disparition pour la troisième.

Le groupe des dents jugales se subdivise en deux sous-groupes, *les prémolaires* et *les molaires* (Fig. 74) :

a) *Les prémolaires :* en zoologie, on réserve ce nom de *prémolaires* à celles des dents jugales qui sont des *dents de remplacement*, quelles que soient leur forme et leur situation. C'est ainsi que la grosse dent *carnassière* des *Félidés* est une prémolaire au maxillaire supérieur (Pm^4) où elle vient en remplacement d'une molaire temporaire, une molaire au maxillaire inférieur (M_1) où elle est monophysaire. Chez l'Homme, les prémolaires justifient parfaitement cette appellation, car si dans l'espace, elles sont situées sur l'arcade avant les molaires (pré-molaires), dans le temps, elles viennent en remplacement des molaires de lait; elles sont diphysaires.

Les *prémolaires*, au nombre de huit, dont deux à chaque hémimaxillaire, sont quelquefois dénommées *bicuspides*, selon la nomenclature anglo-saxonne, leurs couronnes présentant, en effet,

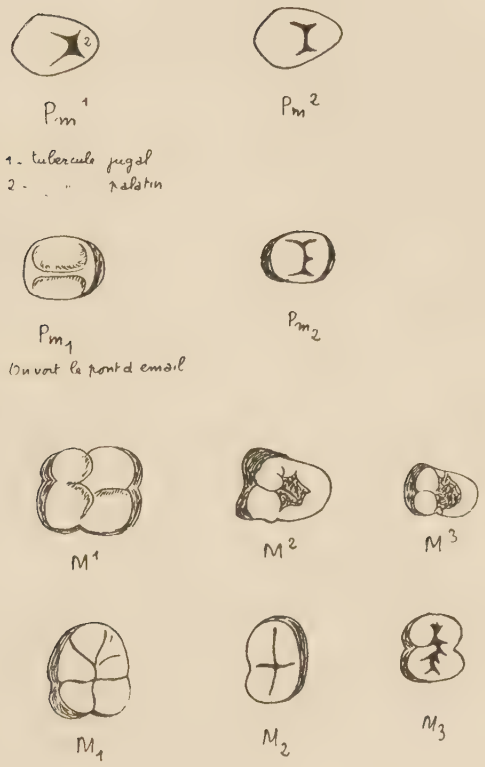


Fig. 74. — Dents jugales représentées par leur face triturante.

deux cuspides. C'est là, d'ailleurs, à peu près leur seul caractère commun.

1° *La première prémolaire supérieure* est tout à fait typique. C'est la seule dent de la denture humaine possédant deux racines, et comme sa couronne porte aussi deux tubercules, l'impression dégagée est nettement celle de deux dents monoradiculaires, conoïdes, haploïdes, soudées au collet et rappelant les monstres humains jumelés pygopages, accolés au niveau de leur bassin. La partie jugale est nettement plus volumineuse que la partie linguale ou palatine qui semble disparaître derrière elle. Elle articule avec la première et la seconde prémolaires inférieures. La couronne est cuboïde ; la face occlusale prend dès maintenant le nom de face triturante ; la face apicale porte les deux racines. La face triturante est constituée par la fusion des

tubercules jugal et palatin; le *tubercule jugal*, plus volumineux, à arêtes vives, tranchantes, fait fonction de la branche mâle de la paire de ciseaux jugale, qui glisse sur les déclivités de la partie distale de la face jugale de la première prémolaire inférieure et de la partie mésiale de la face jugale de la seconde prémolaire inférieure; le *tubercule palatin*, sensiblement plus court, est obtus et arrondi.

Les deux tubercules sont réunis sur les côtés par deux crêtes marginales auxquelles aboutit le sillon qui sépare les tubercules.

Les deux racines, une jugale, une palatine, sont minces, frêles, elles marquent un mouvement distal très net. Quelquefois séparées jusqu'à la couronne, elles sont d'autres fois fusionnées, ne manifestant alors leur individualité que par la présence d'un sillon longitudinal. Mais en tous les cas, les deux canaux radiculaires demeurent indépendants.

2° *La seconde prémolaire supérieure*, elle aussi bicuspidée, est cependant monoradiculaire, sensiblement moins volumineuse dans son ensemble, quoique sa racine soit toujours un peu plus longue et que son tubercule palatin arrive presque au niveau du jugal; en occlusion, elle articule avec la seconde prémolaire inférieure et la cuspide mésiale de la première molaire inférieure.

3° *Les deux prémolaires inférieures* sont moins dissemblables entre elles que les supérieures.

Ce sont des dents bicuspidées, toutes deux monoradiculaires. Leur axe affecte un double mouvement à convexité mésiale et vestibulaire. Les couronnes cuboïdes sont évasées vers la face triturante en forme de cloches, les faces vestibulaires sont en écusson à pointe dirigée vers la face triturante et déviée mésialement; les racines sont aplaties dans le sens mésio-distal en forme de lames, leur apex est légèrement incliné distalement.

Ces dents se caractérisent d'abord par ce fait que ce sont de vraies bicuspides à caractère nettement humain, car chez les Anthropoïdes, la première surtout, aplatie mésio-distalement, affecte une forme pointue caniniforme.

Alors que les deux tubercules des dents supérieures sont nettement séparés par un sillon mésio-distal, dans les dents inférieures un véritable pont d'émail unit le tubercule jugal au tubercule lingual, créant ainsi de chaque côté, une fossette entre lui et les crêtes marginales.

Contrairement à ce qui se passe au maxillaire supérieur, ici, la seconde prémolaire est plus volumineuse que la première. La crête marginale distale, régulière dans la première prémolaire, s'élargit et se complique dans la seconde où une cuspide apparaît, empiétant sur le tubercule lingual et faisant prévoir son plein développement dans la molaire suivante.

b) *Les molaires :* le second sous-groupe des dents jugales constitue les dents fonctionnellement les plus importantes qui le caractérisent, les *molaires* (Fig. 74).

Celles-ci jouent un rôle capital dans la nutrition chez les phytophages, car elles servent à la trituration et à la prédigestion buccale indispensable à la transformation physico-chimique des hydrates de carbone.

Ce sont des dents monophysaires, c'est-à-dire des dents évoluant pour leur propre compte de façon autonome et apparaissant dans le maxillaire comme des dents de première dentition, ne venant pas en remplacement de dents temporaires lactéales. Leur forme caractérise nettement le mode alimentaire de l'animal, sert de base à la classification zoologique et à la reconnaissance des animaux fossiles.

Tous les Mammifères en possèdent, sauf ceux qui les ont perdues par non-usage comme certains Edentés et les Mammifères retournés en milieu aquatique, les Cétacés, comme nous l'avons mentionné dans le Livre IV. Nous ne reviendrons pas ici sur les théories qui ont été émises pour expliquer la formation des dents multicuspidées (Voir Livre IV).

La fonction masticatrice propre jouant, chez les Mammifères, le rôle principal dans la comminution des aliments, il est naturel que le groupe des molaires soit de beaucoup le plus important en nombre et en volume. Celles-ci sont, chez l'Homme, au nombre de douze, trois à chaque hémi-maxillaire; se fondant sur l'époque de leur apparition, on les dénomme quelquefois : *dent de six ans*, c'est la première molaire, la plus mésiale, en rapport avec la face distale de la seconde prémolaire; *dent de douze ans*, c'est la seconde molaire; *dent de sagesse* (ou dent de dix-huit ans ou plus souvent vingt-quatre ans), c'est la troisième molaire ou arrière-molaire.

Elles occupent, dans les maxillaires, un espace bien supérieur à celui des autres types de dents. Chez l'Homme actuel civilisé, leur volume diminue nettement de la première à la troisième : il y a un *V molaire* à ouverture mésiale; les faces jugales sont plus larges que les faces linguales; les faces mésiales, très peu évasées, presque en continuation de la racine, au contraire les faces distales en encorbellement forment, avec la racine, une concavité, très souvent le siège de caries dentaires.

Les racines, au nombre de deux aux molaires inférieures, de trois aux supérieures, doivent être décrites spécialement.

Les couronnes des molaires inférieures sont basses.

Du côté jugal, la face de la dent supérieure continue, comme celles des dents précédemment étudiées, d'être presque plate, se terminant par une cuspide aiguë; la face de la dent inférieure, comme celles des dents antérieures, est très nettement convexe, principaelment en son quart occlusal sur lequel glisse la cuspide de la dent supérieure.

Du côté lingual, le mécanisme est inversé. C'est au maxillaire inférieur qu'est la lame mâle, au supérieur la lame femelle de la paire de ciseaux. Ainsi la cuspide linguale de la dent inférieure est-elle plus élevée, plus aiguë, plus tranchante et la face

linguale plus abrupte, alors qu'au contraire, la cuspide palatine de la molaire supérieure est convexe, arrondie en pente et de niveau plus bas que le tubercule jugal de sa propre dent.

Mais par suite de la disposition, chez l'Homme, aboutissant à la courbe de Spee, et celle de torsion sur l'axe dans le sens glosso-jugal, le mouvement de cisaillement aboutit à un double mouvement de hachoir tordu assez analogue au travail mécanique de la serpe.

Chez l'Homme civilisé actuel, ce que l'on observe le plus souvent, est une diminution de volume des molaires dans toutes leurs parties, couronnes et racines, de la première à la troisième ; les couronnes sont grossièrement cuboïdes avec des caractères différentiels marqués. Elles affectent toutes un mouvement de courbure appartenant à des circonférences dont le centre serait vers le milieu de la branche montante du maxillaire, et dont le rayon serait donc de plus en plus petit de la première à la troisième.

1° *Molaires supérieures :* nous étudierons la seule face triturante qui est du plus grand intérêt. Elle varie considérablement entre ces trois dents qui exigent une monographie.

La première : schématiquement, on peut l'inscrire dans un losange ; elle est quadrituberculée. Les tubercules jugaux sont pointus comme des coins, les tubercules palatins sont arrondis ; on remarque tout d'abord que le tubercule mésio-palatin et le disto-jugal sont unis par un pont d'émail et laissent en dehors d'eux : en avant, le mésio-jugal ; en arrière, le disto-palatin, les fissures forment grossièrement la figure d'un H majuscule ; le tubercule disto-palatin, manifestement le plus petit, apparaît nettement comme supplémentaire. Dans la terminologie américaine, la cuspide palatine est le *protocône ;* la mésio-jugale, le *paracône ;* la disto-jugale, le *métacône* Quant à la cuspide disto-palatine caractéristique de la première molaire supérieure et disparaissant dans la seconde, c'est l'*hypocône.*

La seconde : elle affecte la forme de la première précisément amputée de ce tubercule disto-palatin ; quelquefois celui-ci persiste cependant à l'état de simple épaississement palatin de la crête marginale jugo-palatine distale à son aboutissement sur le tubercule palatin ; elle est donc normalement trituberculée, deux tubercules jugaux, un tubercule palatin qui devient, de ce fait, plus volumineux, la dent prend alors le caractère d'une énorme prémolaire. La face triturante a la forme d'un triangle à base jugale, à sommet palatin très obtus.

La dent de sagesse : elle présente à peu près la même forme, encore plus réduite en dimensions.

Les racines : elles sont caractéristiques ; elles sont au nombre de trois : deux jugales, une palatine. Les deux jugales minces, aplaties mésio-distalement comme des lames, ne sont pas rectilignes mais recourbées en forme de parenthèse à concavité dirigée vis-à-vis, ce qui produit un léger dispositif en « pince » ;

elles sont directement dans l'axe des tubercules jugaux, d'où, pour ces deux parties jugales radiculo-coronaires, l'aspect de deux dents monoradiculaires fusionnées, dirigées de haut en bas, légèrement d'arrière en avant et de dedans en dehors. Ces dispositions sont à peu près les mêmes dans la seconde molaire, mais les deux racines sont plus rapprochées dans le sens mésio-distal perdant leur concavité et par conséquent la forme de pince; ce mouvement en arrière passant à la limite, les racines jugales fusionnent entre elles et avec la racine palatine pour former à la dent de sagesse une seule racine volumineuse mais dans laquelle des sillons profonds révèlent encore, très apparemment, l'origine triradiculaire.

La racine palatine est de beaucoup la plus volumineuse, tronconique; elle s'écarte considérablement de l'axe de la dent avec lequel elle forme sur la première molaire un angle de 40° environ et affecte, avec les deux racines jugales, l'aspect renversé du trépied d'une enclume.

Dans la seconde molaire, elle est moins volumineuse, s'écarte moins de l'axe, l'angle n'étant plus que de 20° environ. Enfin, dans la dent de sagesse, elle vient fusionner avec les deux racines jugales.

Obéissant à la courbe de torsion, l'axe de M^1 est presque perpendiculaire; celui de M^2 légèrement incliné de haut en bas et de dedans en dehors; celui de M^3 affecte le même mouvement mais de façon encore plus marquée, la face triturante se trouvant nettement éversée du côté jugal. M^1 occupe le point le plus déclive de la courbe de Spee; l'engrènement de sa cuspide mésiale entre la cuspide mésiale et la cuspide mésio-distale de la molaire inférieure, est considéré par l'école d'Edouard Angle (U. S. A.) comme la clef de l'articulé dentaire.

2° *Molaires inférieures :* elles sont les plus volumineuses à tous points de vue, et apparemment formées par la fusion de quatre dents monoradiculaires, mais les racines fusionnées deux à deux jugo-lingualement, n'en forment plus que deux volumineuses comprimées mésio-distalement. Les couronnes sont nettement cuboïdes, évasées vers la surface triturante; leurs faces jugales, convexes dans les deux sens, le sont surtout dans les deux tiers dans le sens vertical et présentent, dans leur milieu, un sillon qui descend de la surface triturante, la partageant en deux parties égales dans la seconde et dans la troisième molaires, mais inégales au profit de la partie distale dans la première.

Les faces linguales lisses, polies par la langue, légèrement convexes dans le sens mésio-distal, mais plates dans le sens vertical, offrent simplement la morsure du sillon intercuspidien de la face triturante.

Les faces triturantes sont extrêmement importantes. La première (M_1) est particulièrement remarquable de ce fait que c'est chez l'Homme civilisé la seule qui présente cinq cuspides, deux jugales, deux linguales et une cinquième moins volumineuse jugo-distale. Les tubercules jugaux sont arrondis, émoussés et por-

tant le plus souvent des marques d'abrasion mécanique que laissent sur eux les cuspides jugales des dents supérieures. Les cuspides linguales, au contraire, sont aiguës et tranchantes. La cuspide jugo-distale est petite et apparaît nettement comme une prolifération supplémentaire. L'ensemble des sillons qui sépare ces cinq cuspides, affecte schématiquement la forme d'une croix dont la branche distale serait divisée en deux bras. Suivant la terminologie américaine la cuspide mésio-jugale est dite *protocônide;* la mésio-linguale, le *métacônide* — le *paracônide* a disparu dans l'évolution phylogénique —; la cuspide jugale est l'*hypocônide;* la disto-jugale, l'*hypocônulide;* et la disto-linguale, l'*entocônide;* ces trois dernières cuspides développées sur le *talonide.*

Par suite de l'absence de ce cinquième tubercule jugo-distal, la couronne de la seconde molaire (M_2) est nettement cuboïde; sa face triturante présente seulement quatre tubercules séparés par des sillons en forme de croix.

La dent de sagesse inférieure (M_3) est une dent toujours anormale; souvent elle possèdera même cinq racines avec une couronne portant cinq cuspides comme M_1, très fréquemment quatre comme M_2 ou même toutes ces racines seront fusionnées en une seule, mais alors, très volumineuse et ne rappelant l'origine multiradiculaire que par des sillons longitudinaux qui courent tout au long et dessinent des pilastres échappant ainsi à une description précise.

Les dents de sagesse inférieures ne trouvent plus de place sur la mandibule trop courte et se coïncent entre la dent de douze ans et la branche montante, en position oblique, de telle sorte qu'elles ne peuvent plus servir à la mastication. Elles n'exercent plus leur rôle normal de coins, provocateur de la croissance du maxillaire inférieur et, par contre-coup, du maxillaire supérieur, d'où raccourcissement de toute la région maxillaire, qui retentit à son tour sur la face.

Il semble que le Blanc tende vers un type à vingt-huit dents, par *disparition des quatre troisièmes molaires.*

Ce qui marque bien que le Blanc tend vers un type à deux molaires seulement par hémi-maxillaire, c'est la grande variabilité des dents de sagesse (Fig. 75).

Un tel polymorphisme est de règle chez les organes en voie de régression. On doit probablement expliquer par la *panmixie* (1) ce fait général que les organes en régression, c'est-à-dire qui n'ont plus d'importance vitale, présentent une grande variabilité, tant physiologique qu'anatomique.

En fait, il semble qu'il y ait chez le Blanc une tendance à l'amincissement et à la légèreté de la capsule crânienne; il y a aussi une tendance très ancienne, puisqu'elle commence chez l'*Homme aurignacien* (passage du paléolithique moyen au paléolithique

(1) *La panmixie* (Weismann) est synonyme de cessation de sélection; il y a mélange des individus normaux et de ceux qui, la sélection agissant, auraient été supprimés.

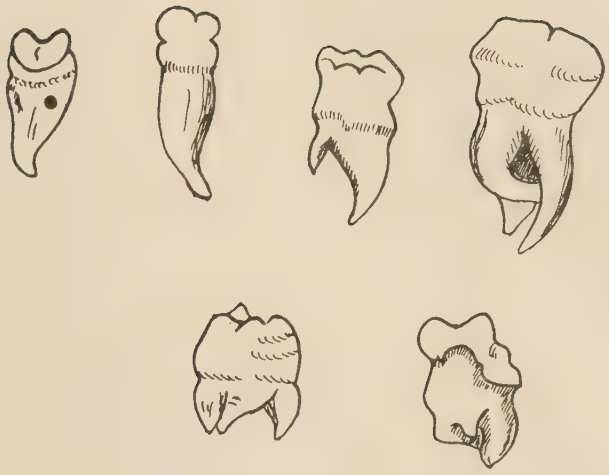


Fig. 75 - Variation panmixique de la dent de sagesse de l'Homme : microdontisme, 1, 2 ou 3 racines, macrodontisme (d'après Cuénot).

supérieur) à une rétraction de la face et partant à un raccourcissement des mâchoires, qui retentit sur le système dentaire : c'est ainsi que les dents de sagesse sont d'apparition constante et fonctionnelles chez les Noirs, tandis qu'elles sont inconstantes et très généralement non utilisables chez les Blancs.

Article II : *De la denture préhistorique.*

Nous n'entreprenons cette étude qu'après celle de la denture actuelle qui nous servira de terme de comparaison, de même qu'après celle des types dentaires des animaux les plus proches de l'Homme.

Comment, en effet, pouvoir soutenir que la denture d'Heidelberg est bien anthropienne, si nous n'avons pas, d'une part, le type qui semble la précéder et, d'autre part, le type qui devra la suivre ?

Disons, tout de suite, que nous serons surpris de constater que l'évolution ne se poursuit pas comme a priori on l'aurait pu croire (Siffre) : tel maxillaire préhistorique porte des dents d'une gracilité remarquable, tel autre, moins ancien, présente des caractères d'animalité que nous allons retrouver dans nos contemporains, et non pas chez des races dites « inférieures », mais chez les types les plus civilisés.

Il paraît donc nécessaire, tout d'abord, d'établir un type de denture humaine qui servira de terme de comparaison entre les divers documents à notre disposition pour déduire du caractère évolué ou du caractère de primitivité de chacun de ces documents ou groupes de documents.

En restant dans la denture hominienne et anthropoïde, il suffira de déterminer une forme typique de chaque dent dans les deux séries — Homme et Singe — pour avoir des éléments de comparaisons. Une fois le type dentaire établi, suffisant à diagnostiquer : 1° à quelle dent on a affaire, 2° à quel individu, Homme ou Singe, elle appartient, 3° à quelle denture elle correspond, si nous admettons, selon le fait de l'évolution, que la dent du Singe anthropoïde s'éloigne du type dentaire de l'Homme pour se rapprocher d'un type plus inférieur, nous pourrons établir que tels signes, telles formes, telle particularité morphologique, éloignent une dent et une denture de celles de l'Homme pour les rapprocher de celles du Singe ou d'un type plus inférieur encore, tel un Carnivore, par exemple, ou, au contraire, l'absence de ces caractères d'animalité, nous autorise à en faire une dent et une denture humaines.

Tout de suite, on peut dire que la denture de lait comparée à la denture définitive, offre des caractères d'animalité très nets chez tous les types *Homo* et Anthropoïdes. — Or, la dent de lait est un précieux document, car elle nous donne un caractère plus précis de l'être humain, par exemple, que la dent permanente qui doit subir une série d'influences qui peuvent la modifier. — Si nous prenons, par exemple, une canine de lait chez l'Homme, nous lui reconnaîtrons des caractères très marqués de similitude avec une dent de la série carnivore : acuité du sommet coronaire, élargissement du collet avec étranglement. Ces caractères sont ceux des dents d'animaux très inférieurs aux Singes mêmes, mais que nous retrouvons encore plus marqués naturellement chez ces derniers animaux que chez l'Homme (Siffre).

La caractéristique de la denture humaine permanente réside dans la *simplicité des éléments constitutifs de la dent* et l'*absence d'étranglement au collet.*

Dans la denture lactéale, ces caractères disparaissent pour revêtir, atténués, ceux de la dent anthropoïde. Par simplicité des éléments constitutifs d'une dent, il ne faut pas entendre que la dent humaine est plus simple que la dent du Gorille ou du Chimpanzé : les dents des hommes préhistoriques, anciens ou contemporains, sont exactement semblables entre elles et exactement semblables à celles de leur voisin le grand singe dans la denture permanente.

Il y a exception à cette règle générale pour deux dents, la *canine* et la *première prémolaire*, entre l'Homme et le Singe. Sauf ces exceptions, et *la différence de volume*, la forme est identique chez les uns et les autres. Mais ces caractères différents des deux dents sont déjà très suffisants pour diagnostiquer : Homme ou Singe, en supposant que la pièce squelettique porte des dents dont le volume ne permet pas, a priori, de faire ce diagnostic — ce qui est très rare.

Caractères différentiels de la canine et de la première prémolaire du Singe :

a) *La canine :* la canine d'un Singe anthropoïde, le mâle en particulier, est toujours plus volumineuse que ses voisines et dépasse le plan de mastication. La racine est plus grosse, en général, que la couronne : le diamètre radical peut être plus grand que le diamètre coronaire sur une certaine longueur axiale ; alors que, chez l'Homme, du collet à la pointe radiculaire, il n'y a aucune partie qui égale la couronne. — Ce caractère est bien marqué sur les canines de *Maueranthropus heidelbergensis*. — Sur une mâchoire de Singe, la canine inférieure est en contact par ses faces mésiale et distale avec l'incisive latérale et la canine supérieures, dans l'occlusion. Alors que chez l'Homme, seule la pointe de la canine inférieure touche l'intervalle inter-incisif-canin, il n'y a pas le diastème qui existe chez le Singe. Mais ce caractère, bien que rare, s'observe parfois chez l'Homme du Néolithique et chez le moderne.

b) *La première prémolaire :* la première prémolaire chez tous les Singes anthropoïdes, est différente de la seconde d'une façon absolue et en tous cas, absolument différente de celle de l'Homme. Chez ce dernier, il n'y a qu'une seule racine (à l'exception de la première prémolaire supérieure qui a deux racines) et une couronne avec deux cuspides : externe et interne, la cuspide externe étant plus haute que l'interne ; chez le Singe, il y a deux racines et le collet est très en dessous de la ligne gingivo-alvéolaire cervicale.

Ces caractères différentiels permettent de poser le diagnostic certain d'une mâchoire : Homme ou Singe.

En bref, la dent du Singe a une constitution énergique, la dent de l'Homme a une plastique « douce » (Siffre).

Mais si les caractères entre Homme et Singe sont différents et ne permettent pas l'erreur, il n'en est plus de même entre la denture humaine de telle race, de tel individu.

Rappel du type normal de la dent : Seule, la morphologie des *molaires* nous arrêtera. D'emblée, le principal document utilisé sera la forme de la couronne.

La première molaire inférieure — M_1 — a cinq cuspides, trois vestibulaires (externes), deux linguales (internes) ; — la troisième cuspide externe sera d'autant plus externe qu'on aura affaire à un type plus primitif. La position vers la ligne intercuspidienne serait un signe de finesse, de moindre animalité.

La première molaire supérieure — M^1 — a trois cuspides principales, deux vestibulaires et une palatine, et en arrière de la palatine, une et parfois deux petites cuspides supplémentaires. Les cuspides supplémentaires sont à considérer comme la cuspide troisième externe de M_1, et leur présence est un caractère de primitivité.

Chez certains Singes, la partie palatine de M^1 est nettement constituée par deux cuspides entre lesquelles existe un sillon qui se continue sur la racine. Ces caractères existent quelquefois, mais toujours très atténués, chez l'Homme.

La M_2, chez l'Homme, a toujours quatre cuspides, deux linguales, deux vestibulaires. Chez le Singe, M_2 a cinq cuspides.

La M^2 a la forme de M^1 et, presque jamais de cuspides supplémentaires.

La M_3 a cinq cuspides comme M_1; M^3 a même forme que M^2.

Les trois molaires chez l'Homme sont, ou de même grosseur — il y a parallélisme — ou la première est plus petite que la troisième : il y a V à ouverture postérieure — ou la troisième est plus petite que la première : il y a V à ouverture antérieure.

Classiquement, c'est le V à ouverture antérieure (mésiale) qui est indiqué pour l'Homme, et pour le Singe, c'est le V à ouverture postérieure (distale).

Mais, en réalité, on peut voir, chez l'Homme, un V à ouverture distale et, chez le Singe, un V à ouverture mésiale.

La moyenne est, chez l'Homme, une égalité mésio-distale, et un V à ouverture mésiale.

Les racines de toutes ces dents sont au nombre de deux pour M_1 et M_2; trois pour M^1 et M^2; une pour C, I, Pm — excepté pour Pm^1 qui a deux racines.

La troisième molaire a souvent une racine, deux, rarement trois à la mâchoire supérieure — rarement deux à la mâchoire inférieure; le nombre normal de racines semblant être deux pour M_3, trois pour M^3.

Ces nombres sont toujours tels chez les Singes.

La disposition des dents, chez l'Homme, a été déterminée par les lois de dentition de Magitot :

« La mâchoire supérieure inscrit l'inférieure. Toutes les dents se touchent sur une même arcade et les dents des deux arcades fermées se touchent, toutes, également. »

Quelles transformations peut-on rencontrer sur la dent ou la denture humaine ?

D'abord, comment une dent peut-elle être transformée ?

Toute dent se compose de tissus durs — ivoire et émail — et de tissus mous — la pulpe et son contenu. — Ceux qui nous intéressent sont ici, l'émail et l'ivoire.

L'ivoire se moule dans l'émail qui se forme d'après la loi régissant la formation même de l'animal : une, deux, cinq, sept

cuspides qui se calcifieront et feront ainsi une canine, une prémolaire, une première molaire inférieure, une troisième molaire inférieure de Singe, etc...

Le nombre ou la forme des cuspides adamantines qui sont les constituantes même de toute couronne dentaire, ne peut varier que si, au moment même où ces cuspides se forment et se disposent ou se groupent, une perturbation vient troubler la disposition, la formation, le groupement.

La *couronne* ne subit une transformation que pendant le temps qui s'écoule entre la formation de la lame adamantine et la disposition spéciale de cette lame qui sera une couronne uni ou multicuspidée plus tard. Quand la forme coronaire est établie, elle est indéformable, seule l'hypoplasie ou la dysplasie tissulaire qui se stigmatisera sous la forme d'érosion, pourra se produire, si l'individu souffre, si la nutrition est troublée, diminuée ou anéantie.

En dehors de ces conditions, la transformation dentaire ne se produit que par traumatisme — ce qui est exceptionnel.

Nous voyons donc que le changement de forme — de volume — de constitution de la dent, ne peut être très sensible et par conséquent peu remarquable sur les différents documents que nous avons à notre disposition parmi les pièces préhistoriques, si nous recherchons la différence de la dent ancienne avec la contemporaine par la force d'évolution de l'être humain. *La différence est inappréciable ou presque.*

En résumé, les signes ou caractères de la denture humaine sont typiques et l'erreur ne peut guère être commise, d'attribuer à un Singe et moins encore à un autre animal, un organe dentaire.

Mais, est-il possible de distinguer la denture d'un préhistorique de celle d'un contemporain, sauvage ou civilisé?

D'après Siffre, on ne peut trouver des caractères assez nets permettant la distinction entre les plus anciens et les contemporains. Le diagnostic de la dent préhistorique se fera par celui du niveau géologique de la couche de découverte et par des caractères connexes tels que coloration, consistance, friabilité, etc.

Mais tous ces caractères ne suffisent pas toujours, ou manquent quelquefois si bien que dans un lot de dents préhistoriques, anciennes et contemporaines, si l'on néglige l'état physique dû à la durée du séjour en terre, et ne considérant que la forme, l'anatomie macroscopique et microscopique, il ne sera pas possible d'attribuer justement l'âge de chaque dent. La dent du préhistorique comme sa denture se caractérise par un manque de caractères spécifiques ou spéciaux.

La dent et la denture de l'Homme, à travers le temps, est restée à peu près stable quant à la forme et au volume (Siffre);

quant au nombre, depuis le plus inférieur des Anthropoïdes jusqu'à l'Homme actuel, la formule est restée la même :

$$\frac{2.\ 1.\ 2.\ 3.}{2.\ 1.\ 2.\ 3.} = 32 \text{ dents.}$$

La comparaison entre la dent préhistorique et la dent moderne ne donnera rien qui permette de les différencier et, si l'on ignore la provenance d'un organe dentaire, il ne peut pas, par les caractères qu'il offrira à l'examen, donner le droit de lui créer un état civil .

Gaudry a montré les rapports de la dent et de l'encéphale : ce qui caractérise essentiellement la tête humaine, c'est que les os destinés à renfermer l'encéphale prennent un développement énorme et que les os de la face diminuent en proportion. La face étant droite, les mâchoires sont très raccourcies et ce raccourcissement retentit sur le système dentaire; le raccourcissement, dans les troisièmes molaires, est produit par la diminution ou le changement de position de l'un des denticules (ou cuspides). Dans la série des Anthropomorphes jusqu'à l'Homme, sur les quatre cuspides dont se compose une troisième molaire supérieure, il y en a une qui s'est successivement atténuée : la seconde cuspide palatine, très grande chez *Oreopithecus*, devient moindre chez *Dryopithecus* et *Simia;* elle est saillante mais rapetissée chez *Gorilla* et *Hylobates;* elle diminue encore chez *Pan*, un peu chez l'Australien et, comme Cope l'a annoncé le premier, c'est chez l'Europoïde qu'elle est le plus réduite.

Gaudry a montré que les troisièmes molaires inférieures ont subi également des diminutions; mais ici il y a cinq cuspides et c'est sur la cinquième cuspide que s'opère le changement. Après avoir été assez développée à l'origine pour représenter un troisième lobe, cette cinquième cuspide s'atténue, se serre contre le second lobe, s'enfonce et s'encastre entre les deux cuspides de ce lobe, de telle sorte qu'une dent allongée à trois lobes finit par devenir chez l'Homme civilisé une dent courte, arrondie, à quatre cuspides.

Siffre a démontré que la racine diminuait par le même mécanisme, comme, inversement, elle augmentait lorsque la cuspide adamantine était assez développée pour permettre à un centre dentinigène de se créer et de former autour d'un bulbe et d'une pulpe dentaire persistant assez longtemps autonome, une masse d'ivoire avec canal pulpaire, foramen particulier, qui représente la racine ou qui est, en réalité, la racine, selon qu'il y a fusion ou non des tissus formés.

La cinquième cuspide, à la troisième molaire inférieure, est très marquée chez *Gorilla*, et chez *Hylobates*, *Pan* cette cuspide disparaît à la seconde molaire et s'efface à la troisième.

L'Homme de race dite inférieure a la troisième molaire plus près du Chimpanzé (Pan), à tel point que les Négritos et les Australoïdes en général ont des dents qu'au premier abord on

peut confondre avec celles de cet anthropoïde. Néanmoins on peut reconnaître que la dent humaine perd son cinquième tubercule dans le second lobe.

Pour Siffre, la troisième molaire est plus petite que la seconde qui, elle-même, est plus petite que la première, chez l'Homme et chez l'Anthropoïde, et l'inverse serait aussi fréquent chez l'Homme et chez l'Anthropoïde. Mais en fait, la moyenne est, comme nous l'avons dit, une égalité mésio-distale et un « V » à ouverture mésiale chez l'Homme, un « V » à ouverture distale chez l'Anthropoïde, et la thèse du « V » molaire conserve sa valeur.

Quant aux dimensions, et nous y reviendrons, les dents préhistoriques n'ont pas beaucoup de supériorité pour qu'il en résulte un moyen de les distinguer ou de les caractériser à côté des modernes.

De Terra qui a étudié beaucoup de dentures humaines, montre que la base du jugal est, chez l'Homme, en rapport avec M^1 et chez l'Anthropoïde avec M^2.

De Terra signale la diminution du tubercule palatin postérieur des molaires de six ans et le tubercule de Carabelli à la mâchoire supérieure comme un caractère exclusif des races civilisées actuelles, ce tubercule étant pour d'autres auteurs un stigmate pathologique. Il signale encore comme caractère de civilisation la soudure radiculaire qui s'accompagne, d'après le Docteur L. Laloy, de la réduction de la couronne; mais, il ne faut pas perdre de vue que c'est la couronne qui détermine les changements radiculaires, car elle est tout d'abord la partie formée, et quand la racine s'édifie, rien ne peut être changé dans la forme ou le volume de la couronne.

Grâce à Weidenreich F. surtout, nous avons une connaissance complète de la denture de l'Hominidé, au stade anthropien qui correspond au Pléistocène inférieur. D'après ce savant, les dents du *Sinanthrope* forment un bloc qui se distingue nettement des blocs constitués par les Anthropoïdes, les Néanderthaliens et *Homo sapiens*, les autres groupes pouvant entrer en ligne de compte n'étant représentés que par des individus isolés. Par rapport aux dents humaines, celles du Sinanthrope se distinguent par les principaux caractères suivants : elles sont plus grandes et plus massives et présentent souvent un résidu de la ceinture (*cingulum*) qui existe chez les Anthropoïdes, dont elles se rapprochent également par les rides nombreuses de la surface triturante; elles ont tendance au *taurodontisme* — grande dimension de la cavité pulpaire — à l'égard des Néanderthaliens.

Chaque dent a, de plus, son caractère propre par rapport à la dent correspondante des autres blocs, mais ces caractères sont localisés soit à la dent supérieure, soit à l'inférieure. Grâce à cette particularité, il suffit, pour les connaître, de considérer successivement les deux incisives supérieures, la canine, les prémolaires et les deux premières molaires inférieures; la troisième molaire présentant des caractères variables, est moins bien définie.

Incisives supérieures : Leur face palatine est fortement creusée en forme de « pelle » concave. Ce caractère qui fait défaut chez les Néanderthaliens, a été découvert par *Hrdlička* dans la grand'race mongoloïde (Amérindiens et Mongoliens d'aujourd'hui). Weidenreich paraît, de ce fait, mettre le Sinanthrope en connexion génétique avec les Mongoloïdes. Mais on ne sait pas encore si ce caractère existe chez les *Aïnos*.

Canine inférieure : Elle est incisiforme, présentant une lame coupante large avec, souvent, une petite pointe au milieu, fait inattendu. Weidenreich s'autorise de ce caractère pour dénier à la canine humaine la valeur d'une persistance simienne; sa pointe acérée serait un caractère réacquis par l'Homme.

Prémolaires inférieures : Ce sont les dents qui ont le mieux conservé la morphologie pithécoïde. La prémolaire inférieure humaine a son grand axe, représenté par les deux cuspides, dirigé perpendiculairement à l'arc alvéolaire et, tandis que les deux cuspides sont rapprochées, le long de cet axe médian, elles sont bordées, de part et d'autre, par une fossette. Chez le Sinanthrope, l'axe glosso-vestibulaire est oblique vers l'avant et l'extérieur; de plus, la masse des deux cuspides se place dans la partie antérieure (mésiale) de la surface triturante, ce qui crée une large fossette dans la partie postérieure (distale) de la dent et engendre un vrai talonide entre la dite fossette et le bord distal de la dent. Cette présence d'un talonide accuse une morphologie molariforme des prémolaires, qui, non seulement a disparu chez l'Homme, mais n'est plus que légèrement marquée chez les Anthropoïdes.

Molaires inférieures : Chez les Anthropoïdes, et notamment chez Gorilla, la taille des molaires inférieures a tendance à croître d'avant en arrière, tandis que chez l'Homme, elle décroît (Weidenreich). Sous ce premier point de vue, les molaires inférieures du Sinanthrope se rapprochent du type anthropoïde.

Quant à la surface triturante, elle peut présenter l'un ou l'autre des types suivants :

a) *Type dryopithèque :* Six cuspides d'avant en arrière — du côté vestibulaire : protocônide, hypocônide, mésocônide; du côté lingual : métacônide, entocônide, sixième tubercule —; la partie antérieure ou trigonide est plus large que la partie postérieure ou talonide; le métacônide est plus grand que les autres cuspides et en contact partiel avec l'hypocônide;

b) *Type* « + » (ainsi appelé parce que les sillons y dessinent la forme du signe +) : cinq cuspides dont la cinquième — mésocônide — se trouve à l'arrière, entre deux rameaux postérieurs du sillon mésio-distal.

Ceci dit, Weidenreich établit que la première molaire inférieure partage avec les Anthropoïdes les douze caractères communs suivants :

1. - La première molaire est légèrement plus petite que la seconde;

2. - La longueur (mésio-distale) est plus grande que la largeur (glosso-vestibulaire);

3. - Le trigonide est plus large que le talonide;

4. - Il y a six cuspides distinctes;

5. - Le métacônide est la cuspide la plus grande; il est plus long que le protocônide et l'hypocônide est plus petit que le mésocônide;

6. - Les cuspides sont disposées de telle sorte que trois d'entr'elles occupent la moitié vestibulaire et trois la moitié linguale;

7. - Le type « dryopithèque » est net;

8. - Les rides et leur disposition sont également caractéristiques;

9. - La surface vestibulaire présente un cingulum ou des formations correspondantes;

10. - L'émail descend plus bas du côté vestibulaire que du côté lingual;

11. - Les deux branches de la racine sont droites et divergentes;

12. - La branche mésiale, antérieure, est plus basse et plus étroite que la branche distale et sa pointe est subdivisée en deux parties.

De l'étude de la denture, WEIDENREICH conclut que le Sinanthrope se situe sur la ligne qui va des Anthropoïdes au Néanderthalien et à l'Homme actuel, tout en étant beaucoup plus près des Anthropoïdes que du Néanderthalien. On croyait le taurodontisme absent chez les Anthropoïdes comme chez l'Homme, mais WEIDENREICH présente d'excellentes radiographies de dents d'Anthropoïdes présentant ce caractère. Il s'agirait donc d'un caractère plus fréquent chez les Néanderthaliens, qui allait déjà en se perdant chez les Anthropoïdes et qui a complètement disparu chez l'Homme, par réduction de la dimension générale des dents. Ce caractère n'autoriserait nullement à exclure le Sinanthrope et le Néanderthalien de la lignée conduisant des Anthropoïdes à l'Homme.

Par ailleurs, WEIDENREICH admet deux grandes lignées dans l'ordre des Primates, l'une conduisant des Dryopithèques aux Anthropoïdes actuels, l'autre, par l'Australopithèque — dont les dents sont similaires à celles du Sinanthrope (M. R. BROOM) et l'on a pu dire qu'*Australopithecus* revêtait l'aspect d'un Chimpanzé à denture humaine — et le Sinanthrope, au Néanderthalien et à l'Homme. Cette seconde lignée, pour WEIDENREICH comme pour OSBORN, plongerait profondément dans le Tertiaire (Miocène). Enfin, toute influence du milieu et de la nourriture — facteurs lamarckiens comme facteurs darwiniens — sur la formation paléontologique des dents, serait exclue, l'étude de cette formation amenant à conclure à un développement continu par

orthogenèse, valable aussi bien pour la dentition que pour l'évolution générale des Hominidés.

D'après Black Davidson, P. Teilhard de Chardin, Young C. C. et Pei W. C., à la mâchoire inférieure du Sinanthrope, les incisives sont nettement humaines, les canines ne s'élèvent pas au-dessus des autres dents. La dernière molaire est plus petite que la précédente, surtout celle du maxillaire supérieur, dont les trois racines ont tendance à fusionner. Mais les arrière-molaires ont la couronne basse et leur cavité pulpaire est vaste, bien que tout entière située au-dessus du collet — disposition désignée sous le nom de *mégaphanisme*, pour la distinguer du *taurodontisme*. — Sur la couronne des deux premières, l'arrangement des tubercules et des sillons est du type « dryopithèque ». Par ces deux caractères notamment, les arrière-molaires supérieures du Sinanthrope sont d'un type essentiellement généralisé qui contraste fortement avec celui des arrière-molaires supérieures du Pithécanthrope avec lesquelles elles n'ont guère en commun que la faible hauteur de la couronne.

R. von Kœnigswald et F. Weidenreich ont étudié la mâchoire supérieure du *Pithécanthrope*. Les molaires y sont plus grandes que celles du Sinanthrope, dans l'état actuel de nos connaissances. Les canines supérieures, comme chez les Sinanthropes mâles, dépassent de beaucoup les prémolaires. Non plus que les prémolaires et molaires, elles n'ont le cingulum qui caractérise les dents du Sinanthrope. A cet égard, le Pithécanthrope se place, dans le groupe Sinanthrope-Pithécanthrope, à la limite des variations dans le sens qui même au type de Néanderthal. Par certains autres caractères, par contre, il est plus primitif que le Sinanthrope : ses secondes molaires sont plus grosses que les premières et la troisième molaire inférieure est la plus allongée de toutes. Enfin et surtout, les canines supérieures sont séparées des incisives latérales par un large diastème qui atteint plus de 0,006, à peu près comme chez le Gorille et l'Orang. De plus, les rangées divergentes des molaires et prémolaires sont rectilignes, en sorte que la canine est exactement dans l'axe de la rangée dentaire et non au dedans comme chez l'Homme, et la ligne légèrement convexe des incisives les coupe à angle droit, alors que chez le Sinanthrope, l'arcade dentaire revêt une belle, impeccable et noble forme parabolique, essentiellement humaine. Ce museau tronqué du Pithécanthrope s'allie mal aux manifestations d'une civilisation supérieure qu'on veut lui attribuer, à commencer par l'usage intensif du feu et la chasse aux têtes (R. Vaufrey).

Pour Adloff P. les formes dentaires simples sont les plus anciennes. Or les dents de Palæanthropus neanderthalensis sont plus spécialisées que celles d'Homo sapiens, si bien que ce dernier serait un type dentaire plus primitif que son ancêtre. Donc l'auteur prétend que l'Homme actuel ne peut descendre de l'Hominien de Néanderthal (Homo primigenius) qui serait d'une espèce distincte.

En ce qui concerne la *denture temporaire*, celle-ci chez l'Homme actuel n'offre jamais d'anomalie ou très rarement. Il est donc naturel de préjuger de la bonne qualité des dents de lait des enfants préhistoriques (Siffre).

Les documents font défaut ou presque. En général, les dents de lait préhistoriques sont plus près de la forme anthropoïde, la grosseur seule les différencie nettement en dehors des formes spécifiques de ces organes.

La première molaire temporaire inférieure a une forme spéciale, absolument différente des autres et Siffre a pu s'en servir pour la numération exacte des individus contenus dans une sépulture.

Les irrégularités de position, si fréquentes dans la denture permanente moderne, qui résultent pour la grande majorité des cas de la non résorption de la racine des dents temporaires, ne semblent pas exister chez les anciens.

Faudrait-il voir dans la persistance de la dent temporaire, chez le moderne, un acheminement vers le monophyodontisme ?

En tout cas, la denture de lait préhistorique ne nous offre pas les caractères de résistance à la poussée des permanentes.

Comme de nos jours, c'est la première grosse molaire qui est la première permanente apparaissant et l'ordre de la chute et du remplacement des dents de lait semble être le même chez les préhistoriques.

Etudiant l'éruption et la caducité des dents permanentes chez les *Primates*, Schultz A. publiait en 1935 le résultat de ses recherches sur 2908 crânes de Singes (Anthropoïdes, Lasiopyginés et Colobinés, Ateles, Cebus, Alouatta, Chrysothrix, Œdipomidas).

L'éruption des dents de lait est plus précoce suivant l'ordre : Macaque, Gibbon, Anthropoïdes, Homme. L'éruption des dents permanentes se fait de deux à huit ans chez le Macaque, trois à dix ans chez le Chimpanzé, sept à dix-neuf ans chez l'Homme. Chez tous les Primates, il y a de grandes variations individuelles, d'où la nécessité de fortes statistiques pour la recherche. Chez l'Homme, le Chimpanzé et le Macaque, il y a une assez longue période d'attente avant l'apparition des dernières molaires. Chez tous les Primates, l'éruption débute par la première molaire inférieure, M_1, puis vient la première molaire supérieure, M^1, mais chez l'Homme, l'ordre est souvent : première molaire inférieure, M_1, première incisive inférieure, I_1 ; chez la plupart des Primates l'ordre est ensuite : premières incisives, secondes incisives, secondes molaires, sauf chez Chrysothrix et Pigathrix où l'ordre est : premières molaires, secondes molaires... Chez tous, à l'exception de l'Homme, viennent après, rapidement, les prémolaires, puis les canines ; les troisièmes molaires sont les dernières, sauf chez Chrysothrix et Pigathrix où elles poussent avant les prémolaires (Pm.) et les canines (C.), ce qui est, sans doute, un caractère primitif.

La séquence de la dentition permanente humaine est la plus spécialisée, et les caractères de spécialisation sont les suivants :

apparition rapide de I_1 après M_1 ; de Pm. et C. avant la seconde molaire ; de C. avant la seconde prémolaire ; chez deux Néanderthaliens, il y a une disposition plus primitive : apparition de la seconde molaire avant la prémolaire.

Chez beaucoup de Primates, y compris Homo, les canines sont plus tardives chez le mâle.

En général, les dents inférieures sortent avant leurs homonymes supérieures, surtout en ce qui concerne les molaires.

L'usure des dents, plus marquée chez les Primates supérieurs, est rare avant la fin de la dentition permanente, avant les synostoses sagittale et sphéno-occipitale ; l'ordre d'usure est généralement : M1, I, C, M2, Pm, M3.

Parmi les variations dentaires qui sont rencontrées dans presque tous les ordres, on peut citer : la réduction ou l'absence de la troisième molaire : *Gibbon, Ateles, Cebus capucinus, Chrysothrix;* la présence de M4 : surtout chez les Anthropoïdes ; l'absence congénitale, très rare, de I ou de Pm. ; la persistance de dents de lait, etc...

La carie, le plus souvent bilatérale et symétrique est plus fréquente au maxillaire supérieur, rare chez le Gorille et les Colobinæ, s'observe assez souvent chez Pan, Simia, Lasiopyginæ, et atteint surtout I1 et M1.

Les dents qui tombent le plus précocement sont I2, I1 et M3.

Ces caractères de carie, d'usure et de chute précoce inspirent à Schultz la réflexion finale : chez les Primates supérieurs, la vie a été prolongée, mais l'appareil dentaire ne s'est pas harmonieusement adapté à ce surcroît d'existence et il est souvent en ruines alors que l'organisme résiste encore.

Dans une recherche sensiblement parallèle à celle de Schultz, sur les variations dentaires chez les Primates, Bennejeant Ch. étudie essentiellement les retards éruptifs dans le remplacement dentaire, retards éruptifs qui souligneraient les réductions numériques éventuelles chez les Primates. La réduction (ou la multiplicité) des dents est un phénomène complexe qui relève de causes multiples et aucune thèse explicative ne peut être généralisée. Nous envisagerons un des aspects de cette question dans le troisième article de ce même livre.

De même que l'apparition de chaque nouveau type de la faune vertébrée nous est en général annoncée par des *mâchoires* et des *dents*, c'est encore une *mandibule* qui va nous signaler le premier Hominidé au stade anthropien : c'est *la mandibule de Mauer* dont on a fait l'espèce *Maueranthropus heidelbergensis;* elle est, comme nous l'avons déjà vu, sans doute pareille à celle d'un Anthropomorphe, mais *les dents en sont complètement humaines*, ce qui a fait dire que « *l'Homme actuel avait acquis son système dentaire avant sa mandibule* », dents plus broyeuses que coupantes et liées au régime végétarien.

Dans un organisme, tous les organes n'évoluent pas à la même vitesse. Il y a une hétérochronie manifeste dans l'évolution. Mais ce qui est manifeste lorsqu'on jette un regard d'ensemble sur le phylum des *Primates*, c'est *le caractère achevé du type*

humain aussitôt qu'apparu; l'essentiel est acquis d'emblée; par la suite la force évolutive s'attarde à des modifications de détails, elle affine le modelage et diversifie son œuvre. Aucune race humaine ne présente d'abord une transition et un rapprochement bien caractérisé avec l'un des Anthropoïdes; la plupart des caractères types de l'Hominidé fait défaut à l'Anthropomorphe; l'homogénéité structurale de chacun des deux groupes les sépare complètement. Organisé comme un Primate, *l'Homme*, d'emblée, les surpasse tous et forme avec évidence un rameau séparé où les différences squelettiques empêchent d'ailleurs toute idée de transition.

Joleaud s'est demandé si *Palæanthropus neanderthalensis* ne serait pas le descendant attardé au milieu de l'Humanité quaternaire d'un type du Tertiaire. En effet, l'examen de la denture paraît confirmer cette conception et la présence de types synthétiques — présentant associés les caractères simiens et hominiens — à la base des séries évolutives hominidiennes.

Si la mandibule de Mauer présente des caractères rappelant ceux des Singes, si l'Homme de Néanderthal rappelle les Gibbons et les Chimpanzés, la morphologie du système dentaire les réunit cependant à l'espèce *Homo sapiens*, dans le groupe des *Hominidés.*

Une denture nettement humaine rapproche donc les différents types et creuse un fossé infranchissable entre les plus inférieurs des Hominidés et les plus élevés des Anthropoïdes, et nous ne saurions enfin être frappés du caractère achevé, définitif du type dentaire humain dès qu'il se montre pour la première fois. La mâchoire de *Maueranthropus heidelbergensis*, malgré l'absence de menton, est franchement humaine par son système dentaire et notre Muséum d'histoire naturelle possède une mandibule de Nègre actuel, qui offre avec elle de grandes ressemblances. *Palæanthropus neanderthalensis* n'est pas non plus un préhomme, mais « un homme » ainsi que l'explique Boule dans son étude sur les Hommes fossiles, d'ailleurs ce specimen d'un rameau précocement éteint en Europe est contemporain et même postérieur à des types caractérisés d'*Homo sapiens.* En voici quelques exemples : lorsqu'on considère *Palæanthropus rhodesiensis* — l'Hominien de Broken Hill — il nous révèle une face tout à fait archaïque, davantage que *Palæanthropus neanderthalensis* et, par un contraste qui peut surprendre, son crâne est déjà évolué, il devait porter la tête haute, presque droite et se dresser de toute la hauteur de sa taille. Autre fait intéressant, les dents du Rhodésien, d'ailleurs parfaitement humaines, sont toutes cariées, ce qui s'observe pour la première fois en paléontologie humaine (H. Vallois considère que la carie ne commence de s'observer, de façon sporadique, qu'à la fin du Paléolithique; or la strate évolutive de *Palæanthropus* correspond au Pléistocène moyen qui équivaut au Paléolithique moyen en langage d'archéologie préhistorique); donc l'Hominien de Broken Hille ne peut être considéré comme un progéniteur, mais comme une forme parallèle à l'Hominien de Néanderthal.

Ce n'est pas tout, des fossiles encore plus anciens, tel que *l'Hominidé de Denise*, nous montrent des caractères moins primitifs que ceux dont nous venons de parler et ils appartiennent à la véritable espèce d'*Homo sapiens* se rapprochant des Australiens. Les crânes de *Piltdown* qui semblent remonter au Pléistocène moyen et furent rencontrés parmi des Mammifères du Pliocène supérieur, appartiennent également à un très ancien type d'*Homo sapiens : Homo Dawsoni*, très antérieur à *Palæanthropus neanderthalensis* et qui serait le plus ancien *Homo sapiens* connu.

Il y eût donc certainement, dès le Quaternaire inférieur, des êtres presque semblables à l'Homme actuel et présentant moins de caractères pithécoïdes que certaines espèces plus tardives et parmi lesquelles on a voulu trouver cependant notre progéniteur ; en bref, il doit y avoir à la base du groupe tout entier des *types synthétiques* comme cela s'observe d'ailleurs dans la plupart des groupes zoologiques et la morphologie des dents vient à l'appui de cette hypothèse.

Article III : *Régression du système dentaire chez les Primates et l'Homme.*

Nous éliminons délibérément de cette brève étude tous les cas d'anomalies du développement, qui relèvent de causes pathologiques. Au point de vue de l'évolution générale des organismes, de l'évolution progressive, ces anomalies ne constituent que des aberrations, des déviations de la ligne d'évolution et, partant, n'ont qu'une portée très limitée et ne sauraient nous retenir. C'est pour cette même raison que nous éliminons d'emblée tous les cas de dents surnuméraires, l'évolution du système dentaire des Primates et de l'Homme, ne pouvant se faire que dans le sens d'une régression, d'une diminution du nombre de dents.

En ce qui concerne le squelette céphalique, ce qui caractérise essentiellement l'ordre des Primates et que nous retrouvons le plus manifestement exprimé tout au haut de la lignée, c'est-à-dire chez l'Homme, c'est un énorme développement de la boîte crânienne qui devient aussi globuleuse, et une réduction des deux mâchoires, corrélative de l'effacement du museau, réduction qui se continue chez les Hominidés.

Puisque les dents sont inséparables des mâchoires, le raccourcissement de ces dernières entraîne inéluctablement une diminution du nombre de dents. Dans la lignée des Primates, l'évolution du système dentaire ne peut être qu'une évolution régressive. *Cette évolution régressive n'est pas encore terminée chez l'Homme actuel.*

Ainsi la régression est le fait de l'évolution, et sa cause n'est autre que celle de l'évolution orthogénétique (Voir Livre I).

Avant que d'étudier l'évolution régressive des dents de l'Homme, nous pensons devoir envisager cette régression dans l'ensemble de l'ordre des Primates.

A. — *Réduction du nombre de dents chez les Primates en général.*

La formule dentaire primitive, type mammalienne, est la suivante :

$$\frac{3\,i,\ 1\,c,\ 4\,pm,\ 3\,m}{3\,i,\ 1\,c,\ 4\,pm,\ 3\,m} = 44.$$

Cette formule se retrouve actuellement chez quelques Insectivores (Taupe, Desman) et quelques Ongulés Artiodactyles (Porc) ; on ne la rencontre chez aucun Primate.

Le raccourcissement des mâchoires est caractérisé, à la mâchoire supérieure, par une réduction des maxillaires et des prémaxillaires ; alors que les prémaxillaires sont encore distincts chez certains Lémuriens fossiles, chez la plupart des Primates s'ils sont encore distincts chez le jeune, ils se soudent intimément chez l'adulte, et ne peuvent plus être individualisés.

Seuls deux genres fossiles, *Omomys* et *Pseudoloris*, présentent trois incisives par hémi-mâchoire ; tous les autres Primates n'ont que deux incisives. La réduction numérique des incisives se produit dans le sens mésio-distal, c'est-à-dire que les deux incisives qui restent sont I2 et I3 (Mad. Friant, J. K. Gan).

Le chiffre des canines reste inchangé : une par hémi-mâchoire.

Les prémolaires passent du chiffre 4 chez les formes primitives, *Plesiadapidæ* et *Adapidæ* († de l'Eocène), à 3 chez les *Lémuriens*, *Tarsiidæ* et *Platyrhiniens* (ou Singes primitifs), et à 2 chez les *Catarhiniens* (ou Singes évolués), les *Anthropomorphes* et les *Hominidés*.

Les molaires conservent leur chiffre primitif : trois par hémi-mâchoire.

Alors que les Primates inférieurs présentent des prémolaires et des molaires très différentes, chez les Primates supérieurs les prémolaires « se molarisent », elles tendent à prendre le type molariforme.

Dans l'ensemble, les Primates restent, du point de vue de la morphologie dentaire, à un type très primitif (Voir Livre IV).

Des *Catarhiniens* jusqu'à l'*Homme* la formule dentaire demeure inchangée :

$$\frac{2\,i,\ 1\,c,\ 2\,pm,\ 3\,m}{2\ ,\ 1\ ,\ 2\ \ ,\ 3} = 32 \text{ dents.}$$

B. — *Réduction du nombre de dents chez l'Homme.*

L'évolution phylogénétique et le développement ontogénétique démontrent de façon patente que ce sont les dents qui conditionnent la mandibule. Comme nous croyons y avoir suffisamment

insisté dans le Livre II, la mandibule est un os complexe qui reconnaît une quadruple origine :

ossification directe du tissu mésenchymateux du premier arc viscéral,

ossification très partielle de la portion symphysienne du cartilage de Meckel,

ossification de noyaux cartilagineux secondaires, coronoïdien et condylien,

ossification d'origine ectomésodermique qui formera l'odonton.

La dent fait partie intégrante de la mandibule qui reconnaît une structure double : la *pars alveolaris* ou *pars dentalis* constituée par l'ensemble des odontons, la *pars basalis* constituée par le corps et la branche montante.

La *pars dentalis* conditionne la *pars basalis* et les *partes dentales* supérieure et inférieure présentent un développement corrélatif, lui-même en étroite corrélation avec le développement du crâne et du massif facial.

La corrélation morphogénétique de la mandibule et du maxillaire supérieur a été particulièrement développée par G. Beltrami. C'est lui qui a mis, en particulier, l'accent sur l'action de la fonction respiratoire et l'accroissement corrélatif, dans le maxillaire supérieur du sinus maxillaire ou antre d'Highmore ; ce sinus n'est pas un simple effet de pneumatisation passive, ce n'est pas un « espace mort » (Weidenreich) mais bien un diverticule développé de façon active par la fonction respiratoire.

La morphogenèse évolue soumise à des forces qui s'équilibrent ; il n'y a pas de morphogenèse indépendante, tout développement est lié à un autre et l'on ne peut qu'assister à une cascade de corrélations morphogéniques.

Quoi qu'il en soit, pour le problème qui nous occupe actuellement, on assiste chez l'Homme moderne à une réduction de la formule dentaire. Sous nos yeux, l'Homme passe d'un type à trente-deux dents, à un type à vingt-huit dents par disparition de la troisième molaire ou dent de sagesse, conséquence de la rétraction des mâchoires qui se poursuit à l'intérieur même de la famille des Hominidés. Le polymorphisme de cette dent stigmatise sa dégénérescence et sa disparition prochaine comme nous y avons insisté dans l'article I^er^ de ce même livre V. Les Hominidés des stades anthropien et hominien (respectivement du Pléistocène inférieur et du Pléistocène moyen) sont des prognathes à mâchoires massives qui progressivement s'affinent en même temps que le prognathisme ne se réduit pour arriver au stade humain (Pléistocène supérieur) où l'orthognathisme qui succède au prognathisme, cède lui-même la place à un léger rétrognathisme inférieur avec saillie d'un *menton* et chez l'Homme actuel ce menton s'accuse en même temps que la mâchoire ne peut plus loger ses trente-deux dents dont la diminution de volume ne suffit pas pour toutes les caser. A la mâchoire inférieure, un *menton*

en avant qui s'accentue, une *place qui se restreint en arrière* et qui n'est plus suffisante pour loger notre troisième molaire, *voilà le fait de l'évolution orthogénétique du squelette céphalique*, le plus manifeste chez l'Homme moderne civilisé et qui signe la discordance de croissance qui existe entre l'os dentaire (manque de place) et le substratum basal (saillie du menton) de la mandibule, discordance sur laquelle a particulièrement insisté Madeleine PELLETIER.

L'os dentaire se développe par son extrémité antérieure tant qu'il n'y a pas soudure symphysaire, mais il s'accroît surtout par son extrémité postérieure. Au sixième mois de vie réelle, le sixième alvéole est, en grande partie, situé sur la face interne de la branche montante; il s'allongera, semblera se déplacer en avant et se subdivisera; ainsi se forme le septième alvéole, à un an, qui empiète, comme le précédent, sur le corps et la branche montante; à son tour il se subdivise après avoir semblé s'avancer sur le corps, et forme derrière lui le huitième alvéole, à six ou sept ans; ce dernier semblera se déplacer lentement en avant de façon à venir se situer uniquement sur le corps mandibulaire. Ce huitième alvéole qui contient la dent de sagesse faisant son éruption entre dix-huit et vingt-cinq ans, est inconstant et fréquemment soumis à des retards dans son évolution.

Pourquoi ce « semblant » de déplacement en avant ? Parce que l'os dentaire s'accroît surtout par son extrémité postérieure et qu'il y a un accroissement postérieur de toute la mandibule, accroissement repéré, après la synostose mandibulaire, par le déplacement en arrière du trou mentionnien; l'allongement postérieur du corps mandibulaire est lui-même conséquent de l'allongement postérieur de la branche montante par érosion antérieure et ossification appositionnelle postérieure (HUMPHRY); mais si l'os dentaire ne cesse de s'étendre en arrière, il le fait moins vite que ne le fait la branche montante, chez l'enfant. Au niveau de la branche montante, les processus d'apposition sont beaucoup plus importants que ceux d'érosion; en même temps qu'elle ne s'allonge, la branche montante s'élève et les deux branches s'écartent parallèlement à l'écartement des condyles temporaux et à l'élargissement de la base du crâne; cet écartement est beaucoup plus actif pour les condyles, les apophyses coronoïdes, les branches montantes et aussi la base du corps mandibulaire que pour l'os dentaire, aussi il y a changement de l'axe de direction de l'arcade, amorcé au niveau de la première prémolaire, et encorbellement lingual de la dernière molaire.

Tous les processus ostéogéniques sont plus actifs au niveau de la *pars basalis* qu'au niveau de la *pars alveolaris* de la mandibule. D'où, la discordance signalée par Madeleine PELLETIER. Les deux parties de la mandibule semblent croître chacune suivant des lois qui lui sont propres mais nous n'irons pas jusqu'à dire que la croissance de l'une ne paraît pas influencer celle de l'autre. Il n'y a pas correspondance entre la longueur de la branche montante et la longueur de l'arcade; un maxillaire à muscles puissants et à branche montante large, peut fort

bien présenter un bord alvéolaire court ou vice versa. Alors que la croissance de la branche montante en largeur est fonction directe du développement des masticateurs, il semble bien que les lois qui président au développement en longueur de l'arcade doivent être indépendantes de l'action des muscles.

L'évolution phylogénétique se faisant dans le sens d'une diminution de la *pars basalis* de la mandibule, la *pars dentalis* diminue beaucoup moins. Lorsque le bord alvéolaire est court par rapport au reste du maxillaire (Hommes fossiles, Nègres et Canaques actuels), la dent de sagesse est séparée de la branche montante par un espace de longueur variable, le *diastème post-molaire* (M. Pelletier) ou *limbus alveolaris* (auteurs étrangers); lorsque, au contraire, le bord alvéolaire est long par rapport au reste du maxillaire (races européennes actuelles), le diastème post-molaire est représenté par un chiffre négatif, la dernière molaire se cache derrière la branche montante.

Plus une race est avancée dans l'évolution, moins sa mandibule est développée. Dans le maxillaire, tout ce qui est en rapport étroit avec les muscles, diminue aussi rapidement que les muscles ne diminuent, c'est-à-dire que la fonction n'est moins active; les dents, au contraire, ont dans la mastication un rôle plutôt passif : elles ne meuvent rien, elles sont mues, aussi leur adaptation est-elle très lente; elles diminuent peu à peu et par répercussion, de façon secondaire, mais elles sont toujours en retard sur la *pars basalis*.

La conséquence de cette involution inégale des deux portions du maxillaire est que les races auront un bord alvéolaire d'autant plus grand par rapport au substratum basal qu'elles seront plus évoluées. Le fait se traduit dans les races qui ont gardé des caractères de primitivité (Nègres et Canaques) par un diastème post-molaire à valeur positive : + 0,004 en moyenne; dans les races qui ont progressé plus rapidement dans l'évolution (races européennes) ce diastème est représenté par un chiffre négatif, — 0,004 en moyenne; aussi voyons-nous chez ces dernières, le bord alvéolaire trop grand pour le substratum basal, ne pouvant s'étendre en arrière, arrêté par le bord antérieur de la branche montante, s'infléchir en dedans : la troisième molaire vient alors se loger dans la face interne de la branche montante. Cette malposition de la dent crée un obstacle à son développement. Or, si l'on met un obstacle au développement d'un élément embryonnaire, en exerçant par exemple une pression constante sur le germe, son accroissement subira un temps d'arrêt : le bourgeon dentaire, au moment de sa formation, subissant une action compressive, pourra se résorber partiellement ou totalement et l'on aboutira à une dent incluse ou à une absence de dent.

L'absence de la troisième molaire a été constatée par Montegazza au maxillaire supérieur sur 21,93 p. 100 des crânes qu'il a examinés, et au maxillaire inférieur sur 28,34 p. 100.

D'autres statistiques donnent 19 p. 100 des cas d'absence chez les races primitives, et 42 p. 100 chez les races évoluées.

Cette absence apparaît le plus souvent comme un caractère héréditaire.

Darwin signalait, il y a déjà presqu'un siècle, que l'Homme futur n'aura que vingt-huit dents, par suite de la disparition de la dent de sagesse, et sa formule dentaire s'établira ainsi :

$$\frac{2\,i,\ 1\,c,\ 2\,pm,\ 2\,m}{2\ ,\ 1\ ,\ 2\ \ ,\ 2} = 28 \text{ dents.}$$

La dysgénésie actuelle, forme de passage à l'agénésie future de la troisième molaire permanente, est le fait de l'évolution orthogénétique.

Nous devons signaler que certains auteurs admettent comme type futur de la denture humaine, un type à 24 dents, par disparition, en outre, des deux incisives latérales supérieures et des deux secondes prémolaires inférieures. La formule dentaire de l'Homme futur deviendrait :

$$\frac{1\,i,\ 1\,c,\ 2\,pm,\ 2\,m}{2\ ,\ 1\ ,\ 1\ \ ,\ 2} = 24 \text{ dents.}$$

Vue d'ensemble

Ce qui a contribué pour une large part à faire la gloire de CUVIER, c'est la lucidité de son esprit profondément imbu du principe des corrélations (succès des Mémoires sur les ossements fossiles). Une partie, même restreinte, d'un squelette, fût-ce une dent, devait suffire à faire préjuger du reste et le créateur de la Paléontologie, science éminemment française, avait plus d'une fois étonné ses contemporains par la sûreté de ses prévisions.

Les caractères de la dentition comptent parmi les plus précoces dans la phylogenèse et GREGORY choisit la structure des dents afin d'établir une comparaison de l'Homme et des différents Primates.

Nous avons vu quel immense intérêt présente l'étude de la dentition pour l'établissement de la phylogénie des Mammifères.

Seules l'hérédité et l'évolution orthogénétique peuvent expliquer le développement et la forme des dents.

Chez les Primates et l'Homme, en particulier, la dentition est très simple, très primitive; ces caractères sont dus à l'omnivorité. Le type humain, à peu près fixé depuis le Pléistocène supérieur, va évoluer en fonction de la révolution apportée par l'industrialisation de l'alimentation dans le mode alimentaire traditionnel.

Si l'on suit l'évolution de la dentition chez les Primates, on constate que la dentition de l'Homme est, au point de vue numérique, semblable à celle des Singes de l'Ancien Monde; elle en diffère surtout par les dimensions moindres des canines. La réduction de la formule dentaire va en croissant des Lémuriens à l'Homme jusqu'à la limite de trente-deux dents, atteinte déjà par les Catarhiniens. On ne peut chercher la cause de cette réduction que dans un caractère qui soit commun à tous ces animaux; et celui qu'il semble le plus logique d'invoquer, c'est la faculté de préhension acquise par la main, qui décharge les mâchoires d'un travail qu'elles étaient seules jusque là à exécuter; désormais, n'ayant plus de traction à exercer pour saisir les objets et les déplacer, n'étant plus étirées par ces tractions qui interviennent pour une part dans leur allongement, elles se raccourcissent, se ramassent; et l'on passe ainsi du museau des Lémuriens à la face camuse des Singes; ce raccourcissement ne va pas sans un ralentissement de la nutrition qui retentit, à son tour, sur le chimisme. Ce mouvement est continué et achevé par

l'acquisition de l'attitude verticale. Par elle, les mains ont été complètement libérées de tout autre service que celui de la préhension et de l'exploration des objets, de la fabrication ou du maniement des instruments de défense. Grâce à ces derniers, les mâchoires ont tout à fait cessé de mordre et de déchirer, comme elles avaient déjà cessé de saisir, pour se borner à la mastication des aliments; elles se sont peu à peu, en raison de ce moindre travail, raccourcies et allégées. Les muscles élévateurs de la mâchoire inférieure sont, chez les grands Singes, des muscles puissants qui, dans le jeune âge, s'insèrent dans la fosse temporale, mais qui, à mesure que l'animal vieillit, grimpent peu à peu le long des parois latérales du crâne, comme ils le font également chez les Carnassiers, et finissent par se rencontrer sur le vertex, où ils provoquent le développement d'une crête médiane à laquelle ils s'attachent. Désormais cette crête s'oppose à tout élargissement du crâne dont les os sont définitivement suturés sur la ligne médiane; les muscles qui s'y attachent, quand ils se contractent, tendent même à comprimer latéralement les parois du crâne et compriment, par leur intermédiaire, le cerveau dont le développement est arrêté. Chez l'Homme, les muscles élevateurs de la mâchoire inférieure ont cessé de grimper ainsi. Insérés, comme chez les jeunes Singes, dans la fosse temporale, ils ne peuvent, en se contractant, exercer aucune pression sur le cerveau; au contraire, ils tendent à écarter les frontaux et les pariétaux, à mettre le cerveau plus à l'aise, et contribuent par conséquent à favoriser son développement. La tête s'équilibre sur la colonne vertébrale de manière à faire une égale saillie en avant et en arrière; elle se développe également en hauteur, au-dessus du plan des oreilles, et de là découlent des conséquences importantes. Le développement du crâne et du cerveau en avant entraîne naturellement dans cette direction la base du nez, tandis que la rétraction des mâchoires laisse les narines s'ouvrir librement au-dessus d'elles; de là la saillie si caractéristique du nez humain, caractère qui ne se manifeste nettement qu'à la fin du Quaternaire, chez l'Homme moderne. Cette même rétraction donne aux lèvres qui ne sont plus tendues en avant par la projection des dents, une liberté de mouvements, qui permet le sourire. Le retrait de la partie alvéolaire sur la partie osseuse de la mandibule, fait saillir le menton, caractéristique de l'Homme du Pléistocène supérieur.

La rétraction des mâchoires, qui fait tendre le Blanc vers un type à vingt-huit dents par disparition des quatre dernières molaires, ne représente qu'une partie de la rétraction de la face, qui, avec l'agrandissement de la calotte crânienne, sont les caractéristiques essentielles de l'Homme.

Nous avons particulièrement insisté dans ce travail sur le fait de l'*Evolution*.

L'évolution du Monde vivant se fait dans le sens d'un développement plus considérable du système nerveux, de l'acquisition d'un psychisme supérieur. C'est ainsi que si nous essayons d'envelopper dans un même regard les deux immenses lignées que

constituent les règnes animal et végétal, nous voyons que la sensibilité du Végétal s'inertie dans un *tactisme* obscur; le Végétal constitue un cœcum évolutif, point d'aboutissement d'une évolution regressive; tandis que le règne animal constitue une immense lignée progressive où culmine la *pensée* humaine.

Comme il y a une stratigraphie des formes, il y a aussi une véritable stratigraphie de l'intelligence. L'Evolution ne marche pas d'un pas uniforme, toujours dans le même sens. « La Nature agit par progrès, *itus et reditus*. Elle passe et revient, puis va plus loin, puis deux fois moins, puis plus que jamais, etc. Le flux de la mer se fait ainsi... » (Pascal, Pensées).

Ce sont le cerveau et la main qui ont fait l'Homme.

La Vie est conscience dès l'origine, conscience diffuse qui peu à peu se concentre, s'intensifie, et toute conscience enveloppe un germe de réflexion naissant. Si on n'a point à expliquer un commencement absolu de la puissance réflexive, il suffit de voir comment elle se dégage et se fixe. La réflexion est devenue explicite chez l'Homme, par l'effet du partage de travail établi entre le cerveau et la main et du retard possible introduit de ce chef dans le jeu de l'action.

La Vie est libération. Nous n'irons pas jusqu'à dire que l'attitude bipède est une première libération du sol, mais l'homéothermie nous libère de la température ambiante; elle libère l'organisme des changements saisonniers; elle supprime l'hibernation et rend continue une vie qui, chez les animaux qui ne régulent pas, ne dure que peu de temps dans l'année.

Mais le développement du psychisme est la vraie libération de l'organisme des contingences extérieures. Cette libération par le psychisme se fait, non seulement par voie positive en permettant à l'organisme de résoudre les problèmes de la vie, ce qui le libère de l'obsession constante de la faim et de la peur, mais encore par voie négative : le système nerveux central s'oppose aux réactions automatiques qui répondent aux excitations du monde extérieur; le cerveau inhibe les réflexes médullaires. L'Evolution se révèle à nous comme une tendance à libérer l'organisme par le développement de la pensée : par le pouvoir d'imagination, l'Homme se détache du temps présent, et par la pensée objective, l'Homme ira jusqu'au détachement de soi.

Si de l'Homme, nous jetons un regard en arrière, « rien n'existe véritablement dans l'Univers que des myriades de spontanéités plus ou moins obscures dont l'essaim pressé force graduellement la barrière qui le sépare de la liberté » (P. Teilhard de Chardin).

Du haut en bas de la série des êtres, tout se meut et s'organise dans un même sens qui est celui de la plus grande conscience.

« La Vie n'est pas un pur jeu de hasard. Une affirmation de finalité s'impose, mais d'une finalité d'invention, où ce serait grave erreur de croire qu'on puisse d'avance deviner le terme, et d'une finalité qui se mélange de contingence précisément parce qu'elle est inventive » (Ed. Le Roy).

Chez l'Homme, le progrès consiste, non pas en acquisition ou perfectionnement d'organes propres, mais en libération des sources mêmes de la conscience. Ainsi a-t-il conservé, au maximum, sa richesse potentielle. C'est le seul être du monde actuel qu'on puisse qualifier d'embryon. Quant à l'extérieur, bien probablement, toutefois, le type humain ne changera plus ou à peine. « Tout ce que nous entrevoyons pour l'avenir, c'est donc, à l'intérieur de la nappe humaine, l'apparition périodique de races et de civilisations nouvelles se chassant l'une l'autre longtemps encore » jusqu'à ce que, peut-être, se lève le jour d'un suprême événement : la mise en acte plein des formidables puissances de cohésion qui s'accumulent dans la Noosphère, « la maturation définitive de l'Esprit lentement dégagé, puis sublimé à travers toute l'histoire de la Terre » (P. Teilhard de Chardin).

Matière et Vie sont, dès le principe, orientées en sens inverse l'une de l'autre; puis, le germe d'une opposition analogue se laisse discerner à la frontière du monde animal et du monde humain; et finalement, avec l'Homme, d'autant qu'il se réalise, éclate la suprématie de la pensée : fondement de véritable transcendance, parce qu'elle ouvre les voies d'une destinée spirituelle.

En l'Homme, la Vie ne peut plus aller qu'à la conquête de l'Esprit.

Conclusions

1. — C'est dans les forces internes qui rendent compte de l'orthogenèse, que l'on doit rechercher les causes de la morphogenèse des organismes et des organes.

2. — La dent s'intègre dans le maxillaire qui n'est qu'une évolution particulière du premier arc viscéral des Vertébrés.

3. — La dent est un os dont la labilité est atténuée.

4. — Il suffit de jeter un regard d'ensemble sur la denture des Mammifères, pour se rendre compte que la dent est un des plus beaux exemples d'orthogenèse.

5. — Il y a continuité du vivant; les Hominidés constituent une famille de l'ordre des Primates. Mais l'Homme est, à l'heure actuelle, le seul être du monde vivant, qui dispose du potentiel évolutif. L'Evolution se continue en l'Homme. Elle ne peut plus entraîner de modifications fondamentales de la forme, mais ne peut aller qu'à la conquête de l'Esprit.

Vu et approuvé

Le Doyen : **J. CALVET**

Le Président de Thèse : **J. CALVET**

Vu et permis d'Imprimer : n° 627.

Toulouse, le 4 juin 1947.

Le Recteur,
Président du Conseil de l'Université :
P. DOTTIN

Index bibliographique

1. — Adloff P. — Neue Studien über das Gebiss des diluvialen und rezenten Menschenrassen (*Deuts. Monats. f. Zahn.* — 1910).

2. — Adloff P. — Remarques sur l'anatomie comparée du maxillaire de l'Homme (*Odontol.*, 30 *avril* 1908).

3. — Adloff P. — Le maxillaire des Hommes et des Anthropomorphes; étude d'anatomie comparée avec contribution à l'histoire des races humaines (*Edité chez J. Springer, Berlin*, 1908).

4. — Aichel. — Das Problem der Entstehung des Zahnform (*Archiv f. anat. und phys.-anstabt*, 1915).

5. — Anéma. — Les lignes de la denture et les lignes de la face (*Odontol.*, 15 novembre 1910).

6. — Anthony R. — Les conséquences morphologiques de l'absence de dents chez les Mammifères (*Journ. de l'anat. et de la physiol. norm. et pathol. de l'Homme et des Anim., mars - avril* 1914, *n°* 2). — (*Rev. odontol., janvier* 1926).

7. — Anthony R. — Une nouvelle théorie de la dentition mammalienne, la multituberculie (*Rev. scientif., t. LXXII, février* 1933).

8. — Arambourg, Boule, Vallois et Vorneau. — Les grottes paléolithiques des Beni-Segoual (Algérie) (*Rev. de stomatol., Paris, octobre* 1935).

9. — Arnone L. — La modificazioni dell' apparato masticatorio dell' Homo sapiens (*La Stomatologia, novembre* 1905).

10. — Astachoff N.-A. — Comment expliquer les variations de grosseur des couronnes dentaires chez l'Homme (*Rev. de stomatol., Paris, novembre* 1935).

11. — Baudouin M. — Les vrais germes d'origine des dents humaines; théorie de la constitution des dents (*Presse dent., septembre* 1934).

12. — Bebb W.-B. — De la disproportion des dimensions relatives entre les dents et les maxillaires; étude d'anatomie comparée (*Dental Cosmos, juin* 1905).

13. — Beltrami G. — Histologie et morphologie des dents (*Encyc. méd.-chir.-Stomatol.*).

14. — Bennejeant Ch. — Anomalies et variations dentaires chez les Primates (*Th. de Sci. de Clermont-Ferrand*, 1936).

15. — Bergson H. — L'évolution créatrice.

16. — Black Davidson, Père Teilhard de Chardin, Young C.-C. et Pei W.-C. — Les dépôts de la caverne de Chou-Kou-Tien (*Geolog. memoirs, séries A, n° 11*, 1933).

17. — Bolk. — Die überzâhligen oberen Incizivi des Menschen (*Deuts. Monats. f. Zahn.*, 1917, *t. XXXV*).

18. — Booth Pearsall. — The teeth of Pithecanthropus erectus (*Brit. Dent. Journ.*, 17 *août* 1907).

19. — Boule M. — Les Hommes fossiles (*Paris*, 1921 *et nouv. édit. rev. par Vallois*).

20. — Boule et Vallois. — L'Homme fossile d'Asselar (*Rev. de Stomat., Paris, septembre* 1935).

21. — Bourdelle E., Bennejeant et Wicart. — Anatomie et physiologie bucco-dentaires (*Paris, Baillères édit.* - 1937).

22 — Brachet A. — Traité d'embryologie des Vertébrés (*Paris*, 1921).

22. — Brachet A. — Traité d'embryologie des Vertébrés (*Paris*, 1921). ment (*Extrait de la Rev. de l'Univ. de Bruxelles, n° 3, février-mars-avril* 1937).

24. — Cadenat E. — Embryologie de la face (*Encycl. médic.-chir.-Stomatol.*)

25. — Comte E. — Considérations sur l'arcade dentaire normale (*Rev. mens. suisse d'Odontol., n° 2*, 1937).

26. — Cope. — The tritubercular molar in human dentition (*Journ. of morphol.*, 1888).

27. — Coyne et Cavalié. — (*Soc. de biol., mars* 1905; *Acad. de méd., mai* 1906).

28. — Dalcq A. — La formation de la bouche et des dents à la lumière de l'embryologie causale (*Rev. bel. de Stomat., septembre* 1936).

29. — Dalcq et Pasteels. — Une conception nouvelle des bases physiologiques de la morphogenèse (*Extr. des Arch. de Biol., t. XLVIII, fasc. 4 - Liège*. 1937).

30. — De Beer. — Embryologie et Evolution (*Trad. franç. de J. Rostand*).

31. — De Nevrezé B. — Contribution à l'étude de la morphologie dentaire dans ses rapports avec la morphologie générale du corps humain (*Odontol., février*, 1931).

32. — D'Eternod. — La dentition humaine est constituée exclusivement par des dents bicuspides modifiées (*Associ. des anato.*, 1911).

33. — Dieulafé *et* Herpin. — Anatomie de la bouche et des dents (*Traité de Stomat., Baillières et fils, édit., Paris*, 1908).

34. — Dorello P. — Sur la structure et le développement de la mandibule (*La Stomatologia, octobre* 1928).

35. — Dubecq. — Les ébauches cartilagineuses de l'os maxillaire inférieur (*Soc. anat.-clin., Bordeaux, 9 avril* 1923).

36. — Dubecq. — L'architecture du maxillaire inférieur. Etude morphologique et clinique (*Journ. de méd. de Bordeaux*, 20 *nov.* 1934).

37. — Fawcett. Ed. — The development of the human maxillar, vomer and paraseptal cartilages (*Journ. of Anat. and Physiol.*, 1911, *t. XLV*).

38. — Fawcett Ed. — Ossification du maxillaire inférieur chez l'Homme (*Dent. Dig.*, 1908).

39. — Frey L. — Os, dent, calcification et décalcification (*La Rev. de Stomat.*, 1928, *p.p.* 1 *et* 65).

40. — Friant M. — Contribution à l'étude de la différenciation des dents jugales chez les Mammifères (*Paris, Masson édit.*, 1933).

41. — Friant M. — L'influence de la grandeur du corps sur la morphologie dentaire chez les Mammifères (*C. R. Acad. des Sci.*, 1er *février* 1932).

42. — Friant M. — L'évolution de la dentition des Mammifères (*Rev. de Stom., Paris, septembre* 1934).

43. — Gregory W.-K. — A half century of Tritubercularly. The Cope-Osborn theory of dental evolution with a revised summary of molar evolution from Fish to Man. (*Proc. Americ. Phil. Soc., LXXIII*, 1934, *t.* 190.030).

44. — Gregory W.-K. — L'origine de la face humaine. Etude de paléontologie et d'évolution. (*Dental Cosmos, n°* 4, *avril* 1935).

45. — Gregory W.-K. — Studies on the evolution of the Primates (*Bull. of the Americ. Mus. of Nat. History, t. XXXV*, 1916).

46. — Guerard G. — L'Homme du Tertiaire. Contribution de la denture humaine primitive à la phylogénie d'Homo-sapiens (*Sem. dent.*, 24 *mai* 1931).

47. — Herpin A. — L'évolution de l'os maxillaire inférieur (*Paris, Alcan édit.*, 1908).

48. — Herpin A. — De la molarisation (*Rev. de Stomat., Paris, janvier* 1931).

49. — Herpin A. — Les dents de l'Homme (*Ash édit., Paris*, 1929).

50. — Herpin A. — Des actions mécaniques dans la morphogenèse des dents (*Rev. de Stomat., Paris, septembre* 1932).

51. — Hildebrand. — Contribution à la morphologie des dents humaines (*Pester Mediz. Chir. Presse*, 2, 26 *mai* 1909).

52. — Humphreys. — The evolution of the human dentition (*Dent. Cosm., novembre* 1914).

53. — Izard G. — Modifications de l'arcade dentaire chez l'Homme au cours de la croissance (*Rev. de Stom., août* 1926).

54. — Johnson. — The development of the teeth. (*Brit. dent. Journ., octobre* 1908).

55. — Jores. — (*Zieglers Beitr. path. anat.* - 66, 453).

56. — Kleith et Campton. — Etude du mécanisme de la croissance de la face humaine (*Dental Record, février* 1922).

57. — Laloy. — Evolution du système dentaire chez les Mammifères (*Rev. scient.*, 1907, n° 19).

58. — Leimgruber C. — La carie dentaire, une maladie (*La Rev. de Stom., Septembre-octobre* 1946, n° 9-10, *t.* 47).

59. — Leriche. R. — Physiologie et pathologie du tissu osseux (*Paris, Masson édit.*, 1939).

60. — Leriche et Policard. — Les problèmes de la physiologie normale et pathologique de l'os (*Pais, Masson édit.*, 1926).

61. — Le Roy E. — Les origines humaines et l'évolution de l'intelligence (*Paris, Boivin édit.*)

62. — Le Roy E. — L'exigence idéaliste et le fait de l'évolution (*Paris, Boivin édit.*, 1927).

63. — Löeventhal. — Etude sur le développement et l'ossification du maxillaire inférieur chez l'Homme (*Journ. dent. Belge, novembre* 1925).

64. — Maraninchi. — Le système dentaire humain en Anthropologie (*Rev. de Chir. dent. et de Stom., mars* 1930).

65. — Morgenstern. — (*Schweiz. Viertelj. f. Zahn.*, 1896).

66. — Mummery. — Some points in the structure and development of dentin (*Proc. R. Soc.* 49, 319 - 1891).

67. — Noyes F.-B. — The relations of the teeth to the development of the jaws and face (*West. Dent. Journ., octobre* 1911).

68. — Olivier. — Les muscles masticateurs (*Rev. de Chir. dent. et de Stom. de Paris, avril* 1936).

69. — Osborn H.-F. — Fundamental discoveries of the last decade in human evolution (*Bull. de l'Acad. de Méd. de New-York*, 1927).

70. — Patte E. — Remarques sur l'évolution des dents chez les Mammifères (*Act. scient. et indust., fasc.* n° 176, *Paris*, 1934).

71. — Poirier et Charpy. — Traité d'Anatomie humaine (*T. I., édit.* 1931).

72. — Prenant. — Contribution à l'histogenèse de l'émail dentaire (*Paris*, 1924).

73. — Quenu. — Des arcs branchiaux chez l'Homme (*Th. d'agrég., Paris*, 1886).

74. — Retterer E. — Des facteurs qui déterminent la forme, la vitalité de la dent (*Odonto.*, 30 *mars* 1934).

75. — Retterer E. — De la morphologie dentaire (*Sem. dent.*, 13 *mai* 1934).

76. — Rostand J. — L'Homme (*Paris, Gallimard*).

77. — Rotelli R. — Formules dentaires de l'Homme dans le passé et dans l'avenir (*La Stomatologia, octobre* 1908).

78. — Ruppe C. — Note sur la forme et la structure du maxillaire inférieur (*Rev. de Stomat., juillet* 1928).

79. — Schultz A. — Eruption and decay of the permanent teeth in Primates (*Am. journ. of phys. Anthro., t.* 19, 1935).

80. — Shapiro H. — Etude comparative des muscles de la mastication chez l'Homme et chez le Singe (*Intern. journ. of Orthod. and oral Surgery, février* 1936).

81. — Siffre A. — La denture préhistorique (*Rev. gén. de l'Art dent., août* 1910).

82. — Suell N. — Notes on the teeth of prehistoric man. (*Brit. Dent. Journ., juin* 1912).

83. — Teilhard de Chardin. — La paléontologie et l'apparition de l'Homme (*Rev. de Philos. - Inédits*).

84. — Vallois H.-V. — Les théories sur l'origine des molaires. Les Nouveaux Pithécanthropes et le problème de l'origine de l'Homme (*La Nat., n°* 3125 - 1946).

85. — Vandel A. — Comment se développe l'être vivant? (*Ext. de Sci. et Vie, n°* 326, *novembre* 1944).

86. — Vandel A. — L'évolution du monde animal et l'avenir de l'espèce humaine (*Ext. de Sci. et Vie, août* 1942).

87. — Vandel A. — Cours professés à la Faculté des Sciences de Toulouse (*Années* 1944-45-46).

88. — Vialleton. — Morphologie et Transformisme (*Vol. I des cah. de philo. de la Nature*).

89. — Vialleton. — L'importance de la morphologie (*Ext. du Montpellier Médic.,* 1er *août* 1926).

90. — Vialleton. — Les arbres généalogiques et leur signification (*C. R. de l'Ass. des anato.,* 1926).

91. — Vicq d'Azyr. — Observations anatomiques (*Hist. de l'Ac. des Sci.,* 1780, *p.* 488).

92. — Wallace. — Variations in the form of the jaws (*Tindall and Cox édit., Londres,* 1927).

93. — Weidenreich F. — The dentition of Sinanthropus pekinensis (*Paloeon. sinica, nouvelle série D, n°* 1).

94. — Weidenreich F. — Anthropological Papers of the American Museum of Natural History (*t.* 40. 1945. *fasc.* 1).

95. — Weinert H. — L'Homme préhistorique des préhumains aux races actuelles (*Trad. franç. de Montandon, Payot, édit., Paris,* 1944).

96. — Whitslar W.-H. — The anatomy and physiology of the gums and sockets (*Dent. Summ., septembre* 1911).

97. — Zielinsky. — Ueber die linstellung der ersten bliebenden molaren hinter dem milchgebiss (*Deuts. monats. f. Zahn., juillet* 1910).

98. — Zielinsky. — Das Wachstum des Kiefer und Zahne und ihre Beziehungen zur Kaufunktion (*Deuts. monats. f. zahn., novembre* 1908).

99. — Zsidmondy O. — Uber das Wachstum des oberhiefers in sagitaller Giehtung (*Oest. zeitsch. f. Stomat., novembre* 1911).

TABLE DES MATIERES

Préambule 11

Sommaire 15

Livre I : Introduction. Histoire de l'Humanité 19

Livre II : Du développement de la bouche et du squelette céphalique chez les Vertébrés 57

Livre III : La dent. Le développement de la dent 89

Livre IV : De la denture des Mammifères 113

Livre V : Des Hominidés. De leur denture 161

Chapitre I : **Des Hominidés** 161

Conclusions 179

L'avenir de l'Homme 180

Chapitre II : **De la denture des Hominidés** 181

Article I : De la denture de l'Homme actuel 181

Article II : De la denture préhistorique 191

Article III : Régression du système dentaire chez les Primates et l'Homme 204

Vue d'ensemble 211

Conclusions 215